

VERBREITUNG UND AUSWIRKUNGEN VON MONO- UND POLYGYNIE BEI ARTEN DER GATTUNG LEPTOTHORAX MAYR (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde
der Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Bayerischen Julius-Maximilians-Universität
zu Würzburg

vorgelegt von
Alfred Buschinger
aus Würzburg

1967

LANE MEDICAL LIBRARY OF
STANFORD UNIVERSITY
300 PASTEUR
PALO ALTO, CALIFORNIA



Digitized by the Internet Archive
in 2026

AUS DEM INSTITUT FÜR ANGEWANDTE ZOOLOGIE
DER UNIVERSITÄT WÜRZBURG
(Vorstand: Prof. Dr. K. GÖSSWALD)

VERBREITUNG UND AUSWIRKUNGEN
VON MONO- UND POLYGYNIE
BEI ARTEN DER GATTUNG LEPTOTHORAX MAYR
(HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde
der Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Bayerischen Julius-Maximilians-Universität
zu Würzburg

vorgelegt von
Alfred Buschinger
aus Würzburg

1967

Eingereicht am: 21. Dez. 1966

Tag der mündlichen Prüfung: 22. Feb. 1967

Berichterstatter: Prof. Dr. K. Gößwald

Promotion 23. März 1967

MEINEN ELTERN

INHALT

	Seite
A Einleitung und Problemstellung	1
B Herkunft der Versuchstiere	4
C Methodisches	6
I Einsammeln der Kolonien	6
II Populationsanalyse	7
III Biometrie	7
IV Präparation	9
a) Das Receptaculum seminis	9
b) Das Ovar	11
c) Der Fettkörper	11
d) Die Flugmuskulatur	12
e) Einteilung der im Freiland angetroffenen Weib- chen nach den Präparationsbefunden	12
V Haltung und Zucht der Kolonien	14
a) Beschaffenheit der Formikarien	14
b) Ernährung	15
c) Temperatur-und Feuchtigkeitsverhältnisse	15
VI Verhaltensbiologische Methoden	18
VII Definitionen und Bezeichnungen	21
D Zur Systematik der Versuchstiere	23
I Abgrenzung der untersuchten Arten	23
II Systematische Bedeutung von Mono- und Polygynie	26
E Verbreitung, Regulation und Auswirkungen von Mono- und Polygynie	31
I Populationsanalytische Untersuchungen	32

	Seite
a) Fakultative Polygynie	32
<i>L. acervorum</i>	
<i>L. muscorum</i>	
seltene <i>Leptothorax</i> arten	
b) Funktionelle Monogynie	38
<i>L. gredleri</i>	
c) Regelmäßige und obligatorische Monogynie	40
II Verhaltensbiologische Untersuchungen zur Regulation der Monogynie	42
a) Die fakultativ polygyne <i>L. acervorum</i>	42
b) Die funktionell monogyne <i>L. gredleri</i>	45
c) Die regelmäßig monogyne <i>L. nylanderi</i>	47
d) Die obligatorisch monogyne <i>L. unifasciatus</i>	50
III Auswirkungen von Mono- und Polygynie auf die Arbeiterinnenzahl der Kolonien	53
a) <i>L. acervorum</i>	53
b) <i>L. muscorum</i>	57
c) <i>L. tuberum</i>	57
IV Auswirkungen von Mono- und Polygynie auf die Brutaufzucht bei <i>L. acervorum</i>	59
a) Geschlechtstierproduktion in Freilandnestern	59
b) Verlauf der Brutaufzucht	61
Im Freiland	61
Im Laboratorium	63
c) Unterschiede in der Brutaufzuchtrate monogyrer, polygyner und pseudopolygyner Kolonien	65

	Seite
F Besprechung der Ergebnisse	72
I Monogynie	72
II Polygynie	76
III Pseudopolygynie	82
G Evolutionstheoretische Überlegungen zum Problem der Mono- und Polygynie	83
I Phylogenetisch bedeutsame Merkmale und Mono- bzw. Polygynie bei Leptothorax	85
II Stammesgeschichtliche Entwicklungstendenzen bei Ameisen bezüglich Mono- und Polygynie	91
Zusammenfassung	99
Literatur	102

A. EINLEITUNG UND PROBLEMSTELLUNG

Die wesentlichen Träger des sozialen Gefüges in den Hymenopterenstaaten sind die weiblichen Tiere. Ihre Arbeitsteilung äußert sich bei höher organisierten Sozietäten in der Ausbildung von Kasten. Die Königin übernimmt dabei in erster Linie die Aufgaben der Koloniegründung und der Eiablage. Daneben sind für das begattete Weibchen eine Reihe weiterer Funktionen im Staat nachgewiesen. Nach GÖSSWALD (1938b, 1954, 1961) geht von der Königin der Volksduft aus, aufgrund dessen sich die Angehörigen eines Nestes "erkennen". Weiterhin sind Einflüsse auf die Fertilität der Arbeiterinnen (GÖSSWALD 1933, 1941a, BIER 1954), auf das Wachstum der Brut (BRIAN 1958a) und auf die Aufzucht junger Geschlechtstiere (BIER 1958, BRIAN 1958a, PASSERA 1965) bekannt.

Nach BERNARD (1951) enthalten bei 9/10 aller darauf untersuchten Ameisenarten die Kolonien nur jeweils eine Königin. Bei vielen Arten finden sich jedoch mehrere Weibchen im Nest. Die Begriffe "Pleometrose" und "Haplometrose" führte WASMANN (1910) vorwiegend zur Charakterisierung der Koloniegründung durch ein bzw. mehrere Weibchen ein. Bei der primären Pleometrose gründen mehrere Weibchen gemeinsam eine Kolonie, im Falle der sekundären Pleometrose nimmt eine zunächst von einem Weibchen gegründete Kolonie später begattete Jungweibchen auf. Allgemeiner bezeichnete REUTER (1913) mit "Monogynie" und "Polygynie" das Vorhandensein eines oder mehrerer legender Weibchen im Volk.

Das Auftreten von Mono- und Polygynie bei den einzelnen Arten ist nicht zufällig, sondern häufig durch besondere Verhaltensweisen gesteuert (FOREL 1874, GÖSSWALD 1938b, 1941a, SOULIÉ, 1964). Im Zusammenhang mit Mono- und Polygynie wurden Unterschie-

de in der Arbeiterinnenzahl der Kolonien (DONISTHORPE 1927, EIDMANN 1936, GÖSSWALD 1941a, 1951d, VAN PELT 1958, OTTO 1962), in der Körpergröße der Arbeiterinnen (GÖSSWALD 1941a, OTTO 1962), in der Entwicklung ihrer Ovarien und in ihrer Eiablagetendenz (GÖSSWALD 1941a) beobachtet. Auch bei den Königinnen selbst wurden Verschiedenheiten je nach ihrer Herkunft aus mono- oder polygynen Kolonien festgestellt. Größen- und Färbungsunterschiede beobachteten BRIAN & BRIAN (1949) bei einer monogynen und einer polygynen Subspecies von *Myrmica rubra* L., Unterschiede in der Eiablagepotenz von Weibchen der monogynen *F. rufa* L. und der polygynen *F. polycтена* FOERST. beschreibt GÖSSWALD (1941a).

Auch Arten der Gattung *Leptothorax* MAYR kommen gelegentlich polygyn vor, nach DONISTHORPE (1927) und STITZ (1939) sogar allgemein häufig. Polygyn angetroffen wurden *Leptothorax tuberculatum* FABR. und *L. interruptus* SCHENCK (GÖSSWALD (1932), *Leptothorax acervorum* FABR. und *L. unifasciatus* LATR. (RÖSZLER 1950), *L. nylanderii* FOERST. (CHAUVIN 1948), *L. nigriceps* MAYR (KUTTER 1951) und die nordamerikanischen Arten *L. schaumii* ROGER und *L. curvispinosus* MAYR (TYNES & HUTCHINS 1964). Als monogyn bezeichnet GÖSSWALD (1932) *L. unifasciatus* LATR. und *L. nigriceps* MAYR, wobei die von KUTTER und die von GÖSSWALD als *L. nigriceps* bezeichneten Formen sicher zwei verschiedene Arten sind. Ob in jedem der genannten Fälle von Polygynie tatsächlich mehrere begattete und legende Weibchen vorhanden waren, ist zweifelhaft, denn nach FOREL (1874) und GÖSSWALD (1930, 1961) können in *Leptothorax*-nestern neben der Königin unbegattete Weibchen leben und Arbeiterinnen dienste verrichten. Auch WESSON (1939) erwähnt bei *Leptothorax* das Vorhandensein vieler entflügelter, aber nicht reproduktiver Weibchen.

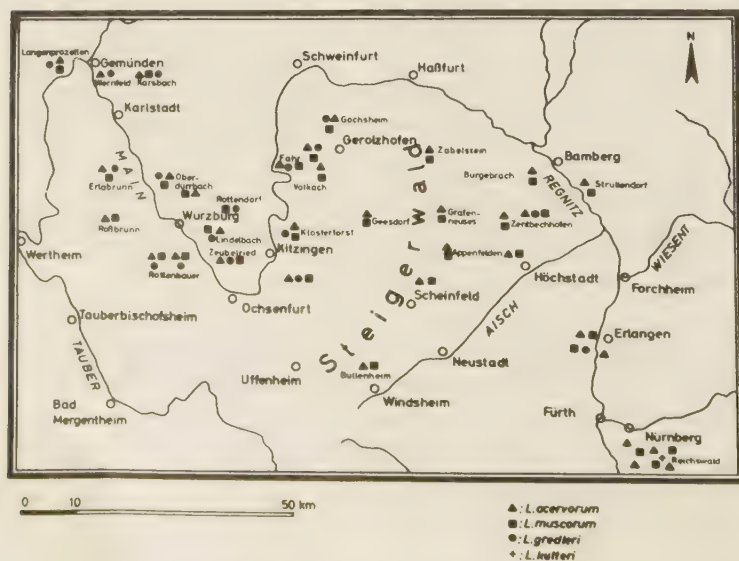
Der Nachweis echter, durch besondere Verhaltensweisen gesicherter Monogynie fehlt bei den meisten Arten der Gattung *Leptothorax* ebenso wie der Nachweis echter Polygynie. Die oben angeführten Beobachtungen machen das Vorkommen von Mono- und Polygynie bei *Leptothorax* auch innerhalb einer Art wahrscheinlich. Damit war die Möglichkeit gegeben, die Auswirkungen der Mono- und Polygynie im Gegensatz zu den bisherigen Untersuchungen an verschiedenen Species von *Formica* (GÖSSWALD 1941a) und verschiedenen Subspecies von *Myrmica* (BRIAN & BRIAN 1949) bei Angehörigen ein- und derselben taxonomischen Einheit zu verfolgen, was für die Bearbeitung des Problems der Mono- und Polygynie besonders wichtig erscheint.

Für die Wahl der Gattung *Leptothorax* als Untersuchungsobjekt war weiterhin ausschlaggebend, daß im Mittleren Maingebiet eine große Zahl von nahe verwandten Arten vorkommt (GÖSSWALD 1932). Wegen der taxonomischen Schwierigkeiten innerhalb dieser Gattung war es zunächst notwendig, genügend große Populationen von gut erkennbaren Arten aufzufinden, bei denen die Verbreitung mono- und polygyner Kolonien untersucht werden sollte. Der Nachweis der tatsächlichen Zugehörigkeit dieser Kolonien zur gleichen systematischen Einheit war Voraussetzung für die Untersuchung der Regulationsweisen von Mono- und Polygynie. Weiterhin gaben aufgefundene Unterschiede in der Volksstärke mono- und polygyner Kolonien der gleichen Art dazu Anlaß, die Zahl der jährlich aufgezogenen Jungtiere genau zu kontrollieren. Die Ergebnisse ließen es schließlich zu, die vorliegende Arbeit mit Überlegungen zur Evolution der Mono- und Polygynie abzuschließen.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. K. GÖSSWALD, sei an dieser Stelle für die Überlassung des Themas und für sein stetes Interesse am Fortgang der Arbeit gedankt. Herrn Privatdozent Dr. G.H. SCHMIDT bin ich für wertvolle Ratschläge bei der Abfassung des Manuskripts zu aufrichtigem Dank verpflichtet,

B. HERKUNFT DER VERSUCHSTIERE

In die Karten I und II sind die wichtigsten Fundorte der einheimischen *Leptothorax*-Arten im Untersuchungsgebiet eingetragen. Stichprobenhaft wurden auch Gebiete westlich bis in die Umgebung von Aschaffenburg, nördlich bis in die Rhön, südlich zur Frankenhöhe und östlich bis ins Fichtelgebirge untersucht. Das Vorkommen der verschiedenen Arten in den einzelnen Biotopen wurde zunächst qualitativ ermittelt, wobei im Bereich des mittleren Maingebiets auf die Untersuchungen von GÖSSWALD (1932) zurückgegriffen werden konnte. Besonders wurde hierbei auf Vorkommen einzelner Arten in größeren, dichten und homogenen Populationen geachtet. Solche Populationen wurden dann zum Teil quantitativ bearbeitet und lieferten das Material für die Laborversuche. Die genaue Herkunft der Kolonien wird bei den einzelnen Versuchen angegeben. *L. nigriceps*^A konnte in der Umgebung von Saas-Fee (Wallis) bearbeitet werden. In Karte II sind nur Vorkommen der im Maingebiet verbreiteten *L. nigriceps*^M eingetragen.



Karte I: Die Fundorte der Mychothoraxarten



Karte II: Die wichtigsten Fundorte der *Leptothorax*-arten

C. METHODISCHES

I. EINSAMMELN DER KOLONIEN

Die Versuchstiere wurden zu allen Jahreszeiten aus verschiedenen Biotopen entnommen. Dabei wurde darauf geachtet, daß stets möglichst vollständige Kolonien erbeutet wurden. In den Wintermonaten gelingt dies am leichtesten, da dann alle Nestangehörigen einschließlich der Brut und der Königinnen kältestarr in einer oder wenigen Nestkammern zusammensitzen und vollständig mittels eines Saugrohrs erfaßt werden können (GÖSSWALD 1930, BRAN 1950). In den Sommermonaten wurden als bewohnt erkannte Ästchen, Schneckenhäuser etc. auf ein weißes Tuch gelegt und dort geöffnet. Die auslaufenden Ameisen können beim Überqueren des Tuches quantitativ abgesammelt werden, auf Nahrungssuche befindliche Arbeiterinnen entkommen allerdings.

Zur Erfassung der Zusammensetzung von dichterem Populationen einer Art genügt es, Flächen von 10x10 oder 10x20 m (WESTHOFF 1960: für kleine Arten 50-100 qm) abzustecken und darin alle möglichen Nestorte wie Baumrinde, Stubben, Äste, Steine und Moospolster genau zu überprüfen. Nur so geht man sicher, nicht nur die großen Völker, sondern auch koloniegründende Weibchen zu finden. Von schätzungsweise 5 % der Kolonien wird nur ein Teil erfaßt, der Rest bleibt in der Rinde oder im Holz verborgen. Oft bemerkt man dies erst dann, wenn bei der Präparation ein begattetes, legendes Weibchen im Volk fehlt, doch findet man im Freiland auch Kolonien, deren Königin auf natürliche Weise verlorengegangen ist.

II. POPULATIONSANALYSE

Die im Freiland erbeuteten Kolonien wurden auf ihre Zusammensetzung nach Zahl der ♂♂, entflügelter ♀♀ und, wenn vorhanden, auch der Jung- ♂♂ und - ♀♀ untersucht. Zu diesem Zweck wurden die Ameisen in der Sammeltube mit CO_2 betäubt und dann unter dem Binokular in Narkose sortiert. Eier und Larven wurden nur in wenigen Fällen ausgezählt, da sich ihre Zahl im Laufe des Sommers dauernd änderte. Auch gehen vor allem Eier und kleinste Larven beim Einsammeln leicht verloren, so daß genaue Angaben nicht möglich sind. Die meisten Analysen beziehen sich auf Winter-nester, die die besten Vergleichswerte liefern.

III. BIOMETRIE

Zur Klärung der Frage, ob es sich bei mono- und polygynen Kolonien einer Art um Angehörige verschiedener taxonomischer Einheiten handelt, wurden Messungen durchgeführt. Hierzu wurden jeweils 8-10 wahllos herausgegriffene Arbeiterinnen und aus polygynen Völkern meist alle Weibchen verwendet. Für die Beurteilung der Körpergröße wurde der Thorax ausgemessen, da die Gesamtlänge durch die Verschiebbarkeit der Gastersegmente zu sehr von Umweltfaktoren abhängig ist. Der Thorax hat bei den untersuchten Formen eine Länge von 0,5 - 1 mm, so daß die Messung unter mikroskopischer Vergrößerung erfolgen mußte. Die Kopfkapselbreite, die vielfach für derartige Messungen herangezogen wird (z. B. BRIAN & BRIAN 1949, van BOVEN 1958, OTTO 1960) variiert oft korrespondierend mit einer Arbeitsteilung. Auch ist sie geringer als die Thoraxlänge, so daß sich Meßfehler stärker auswirken.

Als weiteres Merkmal wurde die Länge der Epinotaldornen gemessen. Sie kann durch einen Index dargestellt werden, der

sich aus der Entfernung zwischen Epinotaldornspitze und der Mitte des Epinotalstigmas dividiert durch die kürzeste Entfernung von der Stigmenmitte zum Epinotalausschnitt errechnet (Strecke b/c in Abb. 3).

Es erwies sich als zweckmäßig, die Tiere unter dem Mikroskop mit Hilfe eines in Abb. 1 und 2 dargestellten, selbstgebauten Apparats fest eingespannt zu orientieren und dann die Thoraxumrisse mittels eines Zeichenapparats (Zeiss Zeichenapparat mit Bildeinspiegelung in den Mikroskoptubus in Verbindung mit dem Mikroskop Zeiss-Winkel Standard-Junior KF 32 110) festzuhalten. Das Tier läßt sich dabei, am Gaster eingeklemmt, um die Längs- und Querachse drehen und in jeder Stellung fixieren. Die ganze Apparatur ist anstelle der Objektträgerhalterung an einem Kreutztisch montiert, so daß das orientierte Objekt ins Blickfeld der Optik gerückt werden kann. Die Orientierung der Ameisen erfolgt in Seitenansicht nach den beiden Epinotaldornen, die bei allen in Betracht kommenden Arten das Epinotum caudal frei überragen. Bringt man die beiden Dornen in der optischen Achse zur Deckung, so ist im Mikroskop der kleinste Umriß in der Sagittalebene zu beobachten. Beim Heben und Senken des Objekts können auch oberflächliche Strukturen (Flügelansatz etc.) in die Schärfenebene gerückt und in die Zeichnung projiziert werden. Für die Dorsalansicht werden in ähnlicher Weise 3 Punkte zur Orientierung verwendet: Hierbei werden der waagerechte Pronotumvorsprung und die beiden Epinotaldornspitzen in eine Schärfenebene gebracht, womit eine vergleichbare Stellung des Thorax für alle Formen gewährleistet ist. Die Vergrößerung ist in allen Fällen 45fach.

Die Messung erfolgt mittels eines Lineals mit 1 mm-Einteilung an der Zeichnung. Zur Auswertung wurden direkt die Maße der Zeichnung verwendet (Abb. 3).

Diese Methode erlaubt auch nachträgliche Messung weiterer Strecken, ohne daß die einzelnen Tiere gesondert aufbewahrt und nochmals orientiert werden müssen.

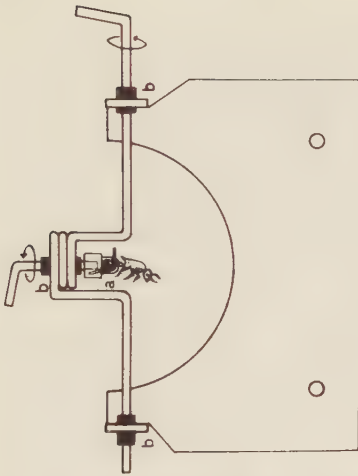


Abb. 1: Die zum Einspannen der Ameisen unter dem Mikroskop verwendete Apparatur:
 a) Haltevorrichtung für das Tier
 b) PVC-Schlauchstückchen als Lager verhindern durch ihre hohe Haftreibung, daß die Einstellung sich selbst verändert.

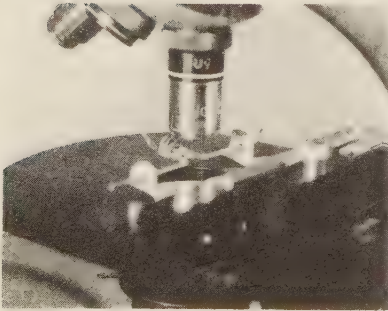


Abb. 2: Die Haltevorrichtung am Mikroskop montiert.

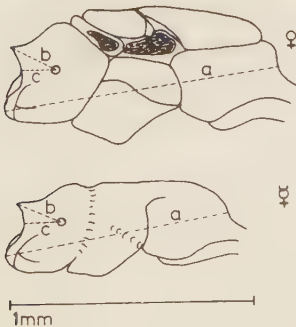


Abb. 3: Seitenansicht des Thorax von Weibchen und Arbeiterin von *L. gredleri*. Die Meßstrecken sind eingetragen.

IV. PRÄPARATION

Äußerlich ist den entflügelten Weibchen aus polygynen Kolonien nicht anzusehen, ob sie begattet sind oder nicht. An histologischen Schnittserien durch 120 Weibchen konnten das Vorhandensein von Sperma im Receptaculum seminis, die Legetätigkeit des Ovars und der Zustand der Flugmuskulatur oder des Fettkörpers im Thorax zwar beobachtet werden, doch war es nicht möglich, etwa die Länge der Ovariolen zu bestimmen. Zudem wäre die histologische Bearbeitung von ca. 3000 Weibchen sehr aufwendig gewesen. So wurde vorgezogen, die Tiere zu präparieren.

Nach Abtöten der Ameisen in Essigesterdampf wird in physiologischer Kochsalzlösung mittels einer spitzen Uhrmacherpinzette das letzte Gastersegment samt Stachelapparat abgetrennt und weggezogen. Ovar, Mittel- und Enddarm, Gift- und Anhangsdrüse lösen sich dabei aus dem Gaster und liegen frei.

a) Das Receptaculum seminis

Den Bau und die mutmaßliche Funktion des Receptaculum seminis beschreibt ADAM (1912); bei Leptothoraxweibchen erscheint es nach Wegklappen des Darmtraktes nach hinten auf der Oberseite des Oviductus communis. Bei unbegatteten Weibchen ist die Spermatheca glasklar durchsichtig und prall, bei begatteten Weibchen enthält sie weiße Schlieren und irisiert leicht bläulich. Trennt man das Receptaculum heraus und überführt es mittels einer Pinzette auf einen Objektträger, so kann man es durch leichtes Quetschen mit dem Deckglas zum Platzen bringen und die sich lebhaft bewegenden Spermien beobachten.

b) Das Ovar

Die Ausbildung des Ovars läßt einige wichtige Beobachtungen zu. In voller Funktion liegt es nach Behandlung wie oben völlig frei vor, bei jungen Weibchen muß man Fettkörper und die Tracheen davon entfernen. Es besteht aus minimal 5, maximal 8, meistens aber 6 Ovariolen (jederseits 3). Arbeiterinnen haben normalerweise nur insgesamt 2 Eischläuche, bei Interkasten finden sich gelegentlich 3 und mehr.

Die Ovariolen unbegatteter oder frisch begatteter Weibchen sind kurz, etwa von der Länge des Gasters, glasklar durchsichtig und dünn. Im Funktionszustand erreichen sie fast doppelte Körperlänge und sind mit heranreifenden Eiern und Nährzellgruppen gefüllt. Am Übergang zum Oviductus fallen je Ovariole 1-3 kräftig gelbe bis orangefarbige Corpora lutea auf. Während der winterlichen Legepause werden die Ovariolen dünn und transparent, doch bleiben die Corpora lutea erhalten. Nach diesem Merkmal unterschieden auch BRIAN & BRIAN (1949) alte und junge Weibchen von der polygynen *Myrmica rubra microgyna*. Niemals konnten bei unbegatteten Weibchen von *Leptothorax* entwickelte Ovarien oder Anzeichen einer Legetätigkeit gefunden werden.

c) Der Fettkörper

Bei Jungtieren ist der Fettkörper im Gaster stets kräftig ausgebildet und weiß. Bei alten Königinnen verfärbt er sich mehr und mehr gelb bis orange. Diese Fettkörperfärbung scheint bei älteren Königinnen sogar durch die Körperdecke hindurch, so daß man bei einiger Übung alte, legende Weibchen von jungen oder unbegatteten an der Farbe des Gasters schon in lebendem Zustand ziemlich sicher unterscheiden kann. Unbegattete Weibchen entwickeln auch im Alter nur eine zarte gelbliche Tönung des Fettkörpers, die von außen nicht zu erkennen ist.

d) Die Flugmuskulatur

Scutum und Scutellum lassen sich bei *Leptothorax*-Weibchen leicht abpräparieren. Bei jungen Tieren (vom Schlüpfen etwa im Juli bis zum April des folgenden Jahres) haftet daran die halbtransparente, dehnbare Flugmuskulatur, in der sich schon bei geringer Vergrößerung die Querstreifung erkennen läßt. Erst nach der Überwinterung wird die Flugmuskulatur abgebaut und durch Fettkörper ersetzt (JANET 1907a, b, c). Dieser Vorgang findet sich auch bei unbegatteten Weibchen (vgl. GOETSCH & KÄTHNER 1937). Bei älteren, begatteten Königinnen färbt sich der Fettkörper im Thorax wie der im Gaster intensiv gelb, bei unbegatteten bleibt er stets weiß bis blaßgelb und wird nie so kräftig ausgebildet wie bei begatteten, legenden Weibchen.

e) Einteilung der im Freiland angetroffenen Weibchen nach den Präparationsbefunden

Bei den Untersuchungen zur Polygynie wurden nur solche Weibchen berücksichtigt, die entflügelt angetroffen wurden. Aus Tab. I ist die Klassifizierung dieser Weibchen nach den Präparationsbefunden zu entnehmen.

Mit den in Tab. I eingeführten Bezeichnungen lassen sich nahezu alle aufgefundenen Tiere charakterisieren. Gelegentlich sind Übergänge zu beobachten, etwa wenn ein Weibchen in Koloniegründung zu legen beginnt und dabei vom b- zum A-Weibchen wird (b → A); ein b → a-Weibchen baut seine Thoraxmuskulatur ab ohne mit der Eiablage zu beginnen und ein unbegattetes, im Nest entflügeltes Weibchen geht im Frühjahr nach dem Schlüpfen vom Zustand d zu c über.

Ist nur ein A-Weibchen im Volk, so handelt es sich um eine monogyne Kolonie. Ein 3A2b4cd-Volk enthält 10 entflügelte Weibchen,

3 davon waren mindestens schon während einer Saison an der Eiablage beteiligt, 2 wurden als frisch begattete Jungweibchen während der letzten Schwarmperiode ins Nest aufgenommen, 4 alte, unbegattete leben mindestens seit der vorletzten Geschlechtstieraufzucht im Nest und ein Weibchen blieb von der letzten sommerlichen Geschlechtstierbrut unbegattet im Nest zurück. Geflügelte Weibchen werden in diesem Schema nicht berücksichtigt, da sie im allgemeinen noch aus-schwärmen.

Tab. I: Einteilung und Bezeichnung der Weibchen
nach den Präparationsbefunden

Präparationsbefund	Deutung	Bezeichnung
Ovar mit langen Ovariolen, mit oder ohne Eier, Corpora lutea vorhanden, Receptaculum seminis gefüllt, im Thorax Fettkörper (gelb)	funktionelles Weibchen (ganzjährig im Nest)	A-♀
Ovar mit kurzen Ovariolen, ohne Eier, ohne Corpora lutea, Receptaculum gefüllt, im Thorax Fettkörper, dieser, wie im Gaster, gelblich	Altes, begattetes ♀, das sich nicht an der Eiablage beteiligt. (ganzjährig)	a-♀
Ovar mit kurzen Ovariolen, ohne Eier, ohne Corpora lutea, Receptaculum gefüllt, im Thorax Flugmuskulatur, Gasterfettkörper weiß	frisch begattetes Jungweibchen. (Juli bis März)	b-♀
Ovar mit kurzen Ovariolen, ohne Eier, ohne Corpora lutea, Receptaculum leer, im Thorax wie im Gaster weißer, schwacher Fettkörper	älteres unbeg. Weibchen, hat mindestens 1 Überwinterung hinter sich (ganzjährig)	c-♀
Ovar mit kurzen Ovariolen, ohne Eier, ohne Corpora lutea, Receptaculum leer, im Thorax Muskulatur, im Gaster weißer Fettkörper	frisch entflügeltes, unbegattetes Jungweibchen (Juli bis März/April)	d-♀

Das Alter der Tiere läßt sich mit Hilfe der Präparation nicht genau ermitteln. Man kann nur sagen, ob ein Weibchen erst seit der letzten Geschlechtstieraufzucht (letzter vergangener Juli/August) im Nest ist oder mindestens ein Jahr länger. Ob ein A-Weibchen erst seit diesem Zeitpunkt im Volk lebt oder schon mehrere Jahre, läßt sich nicht entscheiden. Die Entwicklung der genannten Merkmale der begatteten Weibchen wurden an Weibchen in verschiedenen Stadien der Koloniegründung zeitlich orientiert, bei unbegatteten Weibchen kann anhand des jahreszeitlichen Auftretens von ganzjährig c-♀♀, im Herbst d-♀♀ und im Frühjahr d → c-♀♀ eine Altersaussage gemacht werden.

V. HALTUNG UND ZUCHT DER KOLONIEN

Nicht alle Beobachtungen konnten an Freilandnestern durchgeführt werden. Besonders mußte die Aufzucht von Arbeiterinnen und jungen Geschlechtstieren im Labor verfolgt werden, da diese Aufzucht sich im Freiland über mehrere Wochen erstreckt. Aus Stichprobenzählungen im Freiland konnten so keine Werte über die tatsächlich pro Nest und Jahr aufgezogene Menge von jungen Geschlechtstieren gewonnen werden.

a) Beschaffenheit der Formikarien

Die Leptothoraxvölker wurden im allgemeinen in mit Glasdeckel verschlossenen Glasschalen von 10 cm Ø und 5 cm Seitenhöhe gehalten. Ein Paraffinölfilm an der Wand verhinderte das Entweichen der Tiere, der 0,5-1 cm dicke, bei Bedarf gewässerte Bodenbelag aus Alabastergips gewährleistete zuträgliche Luftfeuchtigkeitsbedingungen von 80-95 %. Für große Kolonien können mehrere Butterschalen durch seitliche Bohrungen mittels eines Plastikschlauches von 6mm Innen-

durchmesser verbunden werden. Als Arenen wurden weiß lackierte Blechwannen von 50 x 50 cm Seitenlänge mit 10 cm hohem, paraffiniertem Rand verwendet. In der Arena wurden die Nester entweder in normalen Formicarien angesetzt, wobei die Bewohner durch eine der seitlichen Bohrungen über einen Plastikschlauch die Arena erreichen konnten, oder die Kolonien befanden sich in verkorkten Glastuben von 80 mm Länge und 10 - 15 mm Durchmesser, wobei sie durch eine 3 mm große Öffnung im Plastikstopfen Zugang zur Arena hatten.

b) Ernährung

Besonders zur Brutaufzucht benötigen die *Leptothorax*völker neben Kohlenhydraten auch Eiweißnahrung. Den Versuchsvölkern wurden auf Uhrglasschälchen von 20 mm Durchmesser Honig, Wasser und Stücke von Larven und Puppen des Mehlkäfers *Tenebrio molitor* L. geboten. Im Freiland lecken die *Leptothorax*arbeiterinnen Ausscheidungen von Blattläusen auf Blättern auf und erbeuten winzige Insekten oder deren Larven (DONISTHORPE 1927, BIER 1954, DOBRZANSKI 1966 und eigene Beobachtungen). Das vorgelegte Futter verdirbt rasch und mußte daher bei höheren Temperaturen jeden Tag, bei Labor-temperaturen mindestens alle 2 Tage gewechselt werden.

c) Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse

Die Laborversuche wurden im allgemeinen bei Temperaturen von 18- 22°C durchgeführt. Die Aufbewahrung überwinternder Nester kann im Haushaltskühlschrank für mehrere Monate bei +2 bis 4°C erfolgen. Bei der Vernalisation ebenso wie bei der Brutaufzucht sind stark wechselnde Temperaturen erforderlich.

Zur Beobachtung des jahrescyclischen Fortgangs der Brutaufzucht unter möglichst freilandähnlichen Bedingungen wurden Kolonien in den mit Futter versehenen Formikarien in einer mit Dachpappe verkleideten, wetterfesten Kiste auf den Balkon des Institutes angesetzt. Die erreichten Temperaturverhältnisse zeigt Abb. 4. In die Abbildung sind gleichzeitig einige markante Punkte des Brutcyclus in den Versuchsnestern und vergleichsweise im Freiland eingetragen. Der Temperaturverlauf entspricht damit zumindest soweit den Freilandverhältnissen, daß die Brutaufzucht ziemlich parallel geht. Sollte die Brutaufzucht unabhängig von den Verhältnissen im Freiland, etwa im Winter, durchgeführt werden, wurden die Formikarien entweder im geheizten Labor bei $18-22^{\circ}\text{C}$ gehalten oder zur Beschleunigung in einem Thermostaten angesetzt. Dabei erwies sich die Temperatur von $30-32^{\circ}\text{C}$ für *L. acervorum* als recht geeignet. HERTER (1953) gibt die Vorzugstemperatur von *L. acervorum* aus einem Steinnest in 2100 m Höhe mit $30,19 \pm 0,28^{\circ}\text{C}$ an. Die im Thermostaten zunächst verzeichnete hohe Larvensterblichkeit (bis 50 % in den 4 - 6 Tagen bis zu den ersten Vorpuppen!) konnte durch Anwendung eines Tag-Nacht-Temperaturrhythmus fast völlig unterdrückt werden. Zu diesem Zweck wurde der Thermostat über eine Schaltuhr für täglich 8 Stunden ausgeschaltet, wobei die Temperatur in den Nestern innerhalb 1 - 2 Stunden auf die Labortemperatur von $18 - 22^{\circ}\text{C}$ absank.

Ähnlich grob imitierte Freilandverhältnisse wurden zum Zweck der Vernalisation im Sommer geboten. Dauernde Kühllhaltung für 3-6 Wochen ersetzte hier nicht die Überwinterung; es waren ebenfalls wechselnde Temperaturen notwendig. Wurden die Nester für täglich 8 Stunden in einen Kühlschrank bei $+2$ bis $+4^{\circ}\text{C}$ gebracht und standen die übrige Zeit im Labor, so schrumpften die Larven binnen 8 - 14 Tagen, ähnlich wie im Freiland im Oktober. Nach dem Ende der Kühlung entwickelten sie sich wie nach einer Freilandüberwinterung weiter. Die Luftfeuchtigkeit wurde in sämtlichen Versuchen durch einen regelmäßig angefeuchteten Gipsboden in den Formikarien bei 90-100 % gehalten.

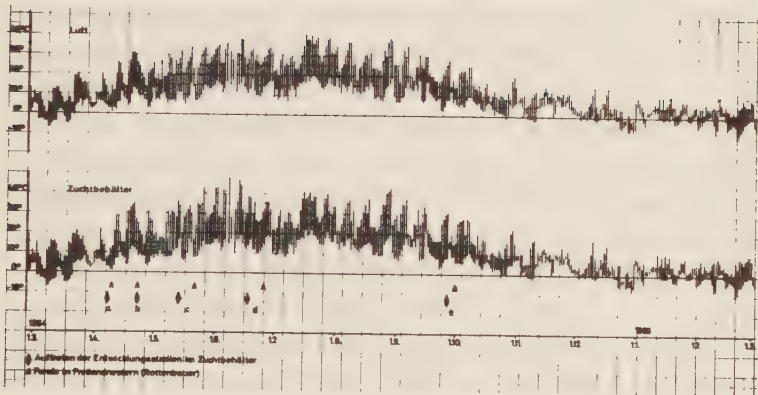


Abb. 4: Die täglichen Temperaturschwankungen im Verlauf eines Jahres im Zuchtbehälter am Institutsbalkon. Zum Vergleich wurden die Temperaturen eingetragen, die ein im Schatten angebrachtes Thermometer 50 cm über dem Standort des Behälters anzeigte. Die einzelnen Entwicklungsstadien (a: Anfütterung der Larven, b: erste Vorpuppen, c: erste Puppen, d: Schlüpfen der Geschlechtstiere) treten in den Zuchtnestern und in den zum Vergleich beobachteten Freilandnestern ziemlich gleichzeitig auf.

VI. VERHALTENSBIOLOGISCHE METHODEN

Als Regulationsmechanismen sollen hier die Verhaltensweisen bezeichnet werden, die sich gegen Angehörige der Nestgemeinschaft richten und im allgemeinen zu deren Ausschluß oder Tod führen. Sie sind grundsätzlich von den Abwehrreaktionen gegen Artfremde oder Nestfremde der gleichen Art zu unterscheiden. Zur Beurteilung der Verhältnisse bei Arten, die stets monogyn angetroffen werden und solchen, die sowohl in mono- als auch in polygynen Kolonien vorkommen, war es notwendig, festzustellen, ob Regulationsmechanismen zur Erhaltung der Monogynie vorhanden sind, wie etwa der "Mordinstinkt" bei Arbeiterinnen der monogynen *Formica rufa* L., der sich gegen begattete Weibchen auch aus dem eigenen Nest richtet (GÖSSWALD 1941a). Es war nicht möglich, Geschlechtstiere der *Leptothorax*arten im Labor zur Kopula zu bringen, so daß für die Versuche keine frisch begatteten Weibchen verfügbar waren. Aus diesem Grunde konnte auch nicht entschieden werden, ob die Völker sich gegen zugesetzte nest-eigene Jungweibchen nach deren Begattung anders verhalten als gegen nestfremde.

So wurden die Versuche mit alten legenden Weibchen bzw. mit unbegatteten, wo vorhanden auch mit koloniegründenden Weibchen durchgeführt. Das Einbringen von alten Weibchen in fremde Nester erfordert in vielen Fällen besondere Versuchsanordnungen, um die Abwehrreaktion gegen nestfremde Tiere zu umgehen. Andererseits ist es etwa bei *Camponotus* leichter, ein altes Weibchen in einer Kolonie adoptieren zu lassen als ein junges (B. HÖLLDOBLER 1962).

Bei *Leptothorax* genügt es in einigen Fällen, einfach zwei etwa gleichstarke Völker mit ihren Weibchen zusammenzuschütten. Gleichstarke Gruppen von Ameisen der gleichen Art aus verschiedenen Nestern vertragen sich meist direkt (GÖSSWALD 1932, 1941a, 1951a, KUTTER 1963a, b, 1964). Andernfalls kann man ein *Leptothorax*volk entweisel-

worauf es schon nach spätestens zwei Tagen bereit ist, jedes Weibchen der eigenen Art zu adoptieren. Setzt man zu diesem Zeitpunkt statt eines zwei fremde Weibchen zu und beobachtet, daß eines davon nach einigen Tagen abgetötet wird, so wurde dies als eine echte Regulation zur Monogynie angesehen.

In einigen Fällen wurde versucht, die Völker in CO₂-Narkose zu vermischen, um eine Duftangleichung zu ermöglichen, doch führte dies, ähnlich wie bei Formica (GÖSSWALD 1951a), nicht zum gewünschten Erfolg.

Weitere Versuche sollten zeigen, ob das Regulationsverhalten von den Weibchen oder von den Arbeiterinnen oder von beiden ausgeht. Dazu wurden Weibchen verschiedener Nester ohne Arbeiterinnen zusammengesetzt. Eine andere Anordnung erlaubte es, die Reaktion der Arbeiterinnen allein zu verfolgen. Die Weibchen wurden hierzu in kleine Glaskäfige gesperrt (Abb. 5, 6), die mit einer so engen Bohrung versehen waren, daß nur Arbeiterinnen Zutritt hatten. Stellt man zwei solche Käfige nebeneinander in die Versuchsarena (Butterschale) und gibt dazu ein entweiseltes Volk mit Brut, so schaffen die Arbeiterinnen die Brut in die Nähe der Königinnen. Regulieren sie, so wird eine der Königinnen in ihrem Käfig getötet. Blieben beide Weibchen am Leben, wurden die Käfige nach ca. 14 Tagen geöffnet. In einigen Fällen kam es dann, wenn die Königinnen sich begegneten, doch noch zu einer Regulation, die dann von den Weibchen auszugehen schien.

Die Versuche wurden stets wie beschrieben, in "Butterschalen" durchgeführt. Um jahreszeitabhängige Unterschiede möglichst auszuschalten, wurden nur Völker nach der Überwinterung verwendet, die von November bis März aus dem Freiland entnommen werden können und sich im Kühlschrank noch bis Juni in Winterphase halten lassen. Die Versuche mußten meistens über 6 - 8 Wochen beobachtet werden, da die Regulation oft nicht sofort beginnt. (Inzwischen setzen Eiablage und Brutaufzucht ein.)

Die Unterscheidung von ausgestoßenen und aus anderen Gründen gestorbenen Weibchen ist recht einfach: letztere liegen unversehrt beiseite oder werden zum Abfall transportiert, ausgestoßenen Weibchen werden von den Arbeiterinnen oder dem überlegenen Weibchen Beine und Antennen abgebissen. Dieser Vorgang dauert mehrere Stunden oder Tage, so daß man ihn meist bei den Kontrollen direkt beobachten kann. Weitere Einzelheiten zu den Versuchen werden später erwähnt.

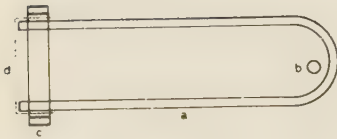


Abb. 5: Königinnenkäfig
a: Glastube
b: Bohrung, Zugang für
Arbeiterinnen
c: PVC-Schlauchring
d: Kupfergaze

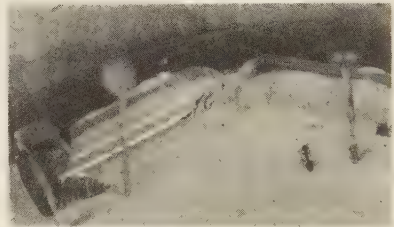


Abb. 6: Königinnenkäfige
in der Butterschale

VII. DEFINITIONEN UND BEZEICHNUNGEN

Die Untersuchungen zeigten, daß die bisher gebräuchlichen Bezeichnungen Mono- und Polygynie bzw. Haplo- und Pleometrose nicht ausreichen, um alle in der vorliegenden Arbeit beobachteten Möglichkeiten einzuordnen. Unter Beibehaltung der bisherigen Definitionen wurden folgende Untergliederungen der Mono- und Polygynie vorgenommen:

a) Als fakultativ polygyn möchte ich solche Arten bezeichnen, die in Kolonien sowohl mit nur einem legenden Weibchen als auch mit mehreren legenden Weibchen zur "Geschlechtsreife" gelangen, das heißt junge Geschlechtstiere aufziehen können.

b) Arten, die nur in Kolonien mit mehreren legenden Weibchen vorkommen und nur in solchen Völkern zur Aufzucht junger Geschlechtstiere gelangen, sollten als obligatorisch polygyn bezeichnet werden. Bei *Leptothorax* wurde dieser Fall nicht beobachtet, doch scheint er bei *Formica polyctena* FOERST. verwirklicht zu sein (GÖSSWALD 1941a, KNEITZ 1964).

c) Pseudopolygyne Kolonien enthalten nur ein legendes und daneben mehrere unbegattete, nicht legende Weibchen. Die Bezeichnung soll nur bei solchen Arten verwendet werden, wo dies häufiger vorkommt, nicht nur ausnahmsweise.

d) Als funktionell monogyn wird eine Art bezeichnet, bei der neben stets nur einem legenden Weibchen im Volk mehrere begattete, aber in der Entwicklung ihrer Ovarien gehemmte (a-) Weibchen vorkommen PARDI (1940) und GERVET (1956, 1965) verwenden diese Bezeichnung für Völker von *Polistes* (Vespidae), in denen mehrere Weibchen Eier ablegen, ein dominierendes Tier jedoch alle Eier außer den eigenen verzehrt. Als Ergebnis kommt jeweils nur die Brut eines Weibchens zur Entwicklung, so daß die Verwendung dieser Bezeichnung

für die bei Ameisen beobachteten Verhältnisse gerechtfertigt erscheint.

e) Regelmäßig monogyn sind solche Arten, die im Freiland stets in Kolonien mit nur einem legenden A-Weibchen angetroffen werden, die im Versuch jedoch auch mehrere legende Weibchen im Nest dulden.

f) Als obligatorisch monogyn werden Arten bezeichnet, bei denen aufgrund eigener Verhaltensweisen niemals mehr als ein legendes Weibchen im Nest geduldet wird.

g) Für die Verhältnisse bei den Leptothoraxarten hat die Bezeichnung "Oligogynie" (GÖSSWALD 1941a) keine Bedeutung. Oligogyn sind Waldameisenarten, die zwar mehrere Weibchen im Volk beherbergen, jedoch im Verhältnis zur Zahl der Arbeiterinnen sehr wenige. Bei Leptothorax ist jedoch die Zahl der Arbeiterinnen pro Weibchen auch im monogynen Volk schon so gering, daß es nicht gerechtfertigt erscheint, eine Grenze zur Polygynie irgendwo zwischen 2 und 15-30 Weibchen zu ziehen.

Eine Unterscheidung zwischen "digynen" und "pliogynen" Völkern wurde von GERVET (1964) aus versuchstechnischen Gründen bei Polistes eingeführt. Digynie stellt dabei den einfachsten Fall der Polygynie dar.

D. ZUR SYSTEMATIK DER VERSUCHSTIERE

Die vor allem auf der Nordhalbkugel der Erde in großer Artenzahl (STITZ 1939 nennt die Zahl von 328 beschriebenen Species, Subspecies und Variationen) weit verbreitete Myrmicinen-Gattung *Leptothorax* weist noch erhebliche systematische Unklarheiten auf. Für die Untersuchung biologischer Gegebenheiten ist es daher notwendig, die taxonomische Stellung der bearbeiteten Formen kurz zu umreißen.

I. ABGRENZUNG DER UNTERSUCHTEN ARTEN

Von den 6 Untergattungen, in die das Genus *Leptothorax* gegliedert wird, sind in der heimischen Fauna nur zwei vertreten, nämlich die Subgenera *Leptothorax* MAYR (= Myrafant M. R. SMITH) und *Mychothorax* RUZSKY. Die Zugehörigkeit der im Untersuchungsgebiet vorgefundenen Arten zu einer der beiden Untergattungen ist sicher festzustellen; hingegen ist die Zuordnung einzelner Populationen zu einer bestimmten Art oder Subspecies gelegentlich schwierig.

Die Arten der Untergattung *Mychothorax* sind gut gegeneinander abgrenzbar. *Leptothorax* (M.) *acervorum* FABR., L. (M.) *muscorum* NYL., L. (M.) *gredleri* MAYR und L. (M.) *kutteri* BUSCHINGER (1965) sind einheimisch und wurden für vorliegende Untersuchungen herangezogen. L. *kutteri* ist allerdings sehr selten; sie lebt sozialparasitisch bei L. *acervorum*.

Aus der Art L. *acervorum* gliederte RUZSKY (1905) eine "var." *nigrescens* ab, die PETAL (1963) als gute Art darstellte. Das Weibchen dazu wurde von SADIL (1945) beschrieben. JACOBSON (1939) beobachtete jedoch im ostbaltischen Gebiet, daß Weibchen und Arbeiterinnen mit den Merkmalen der beiden "Arten" nebeneinander im glei-

chen Nest vorkommen und faßte die "var." *nigrescens* als synonym mit *L. acervorum* FABR. auf. Ich möchte mich seiner Ansicht anschließen, da ich seine Beobachtung bestätigen kann und sogar in Brutaufzuchtversuchen Weibchen und Arbeiterinnen von "*nigrescens*" und "*acervorum*" aus einem Nest erhielt. Die Beschreibung einer von BONDROIT (1920) gefundenen *L. acervorum* var. *vandeli* entspricht weitgehend der von *L. nigrescens*. Ich halte auch diese Form für synonym mit *L. acervorum* FABR. .

Leptothorax (M.) *gredleri* wurde von MAYR (1861) als Species beschrieben. Später faßte man sie als Subspecies von *L. muscorum* auf (STITZ 1939), BROWN (1955) synonymisierte die beiden Formen anhand eines einzigen, von MAYR selbst als *gredleri* bestimmten Exemplares und BERNARD (1956) führte *L. gredleri* in einer Revision der *Leptothorax* Westeuropas nicht mehr auf. BUSCHINGER (1966b) konnte jedoch zeigen, daß es sich bei *L. muscorum* und *L. gredleri* um zwei gute Arten handelt.

Die Untergattung *Leptothorax* s.str. ist wesentlich schwerer überschaubar, vor allem, weil recht viele Formen daraus beschrieben sind. GÖSSWALD (1932, 1951b) führt 10 Formen für das mittlere Maingebiet an. Sicher angesprochen wurden davon nur die folgenden vier: *Leptothorax* (L.) *unifasciatus* LATR., *L.* (L.) *nylanderi* FOERSTER, *L.* (L.) *affinis* MAYR und *L.* (L.) *corticalis* SCHENCK. Die von GÖSSWALD (1930, 1932, 1951b) als *L.* (L.) *nigriceps* MAYR bezeichnete Art kann ebenfalls sicher erkannt werden, doch ist nicht klar, ob die im mittleren Maingebiet verbreitete oder eine andere, aus den Alpen bekannte Form zu recht *L. nigriceps* genannt wird (KUTTER, briefl. Mitteil.). Von der im Maingebiet vorkommenden Form wurden jedoch nur wenige Nester gefunden, so daß sie für nähere Untersuchungen keine Verwendung finden konnte. Die alpine Form mußte aufgrund ihrer Polygynie mit herangezogen wer-

den. Zur Unterscheidung werden die beiden Formen (sicher zwei gute Arten) vorläufig mit dem Index A (Alpen) und M (Maingebiet) bezeichnet.

L. nylanderi parvulus SCHENCK, *L. unifasciatus* var. *unifasciato-nigriceps* GÖSSWALD und *L. nylanderi* var. *nylandero-nigriceps* GÖSSWALD wurden so selten angetroffen, daß nicht entschieden werden konnte, ob es sich um konstant vorkommende Formen handelt. Für vorliegende Untersuchungen waren sie daher nicht verwendbar. Besondere taxonomische Schwierigkeiten bereiten *L. (L.) tuberum* FABR. und *L. (L.) interruptus* SCHENCK. Beide wurden in einigen Nestern gefunden und vor allem an der Größe der Weibchen unterschieden. Die Arbeiterinnen sind sich nahezu gleich. Durch Messungen der Thoraxlänge ließen sich Weibchen aus monogynen und polygynen Völkern von *L. tuberum* (Thoraxlänge 39-40 Einheiten, eine Einheit entspricht 0,022 mm) sehr gut gegen Weibchen von *L. interruptus* mit einer Thoraxlänge von 49 (Mittel aus 5 Tieren) abgrenzen. *L. interruptus* schließt sich damit an die übrigen Arten der Untergattung *Leptothorax* an, deren Weibchen Thoraxlängen von 51 (*L. nylanderi*), 52 (*L. nigriceps*_A), 56, 2 (*L. affinis*), 56, 4 (*L. corticalis*), 55, 6 (*L. nigriceps*_M) und 58, 2 (*L. unifasciatus*) aufweisen.

Nach briefl. Auskunft von M. Cagniant (Algier) muß die Art *L. tuberum* nach BERNARD unterdrückt werden, da ihr Holotypus verloren gegangen sei. Die von GÖSSWALD (1932, 1951 b) als *L. tuberum* bezeichnete Form müßte daher zu *L. interruptus* gestellt werden. Die Untersuchungsergebnisse machen aber eine Trennung der beiden Formen erforderlich und so sollen ihre Angehörigen weiterhin mit den alten Namen bezeichnet werden. Um spätere Kontrollen zu ermöglichen, wird eine Serie der genannten Formen in der Sammlung des Instituts für Angewandte Zoologie in Würzburg, sowie in meiner

Sammlung aufbewahrt.

Einige der genannten Arten wurden in monogynen und polygynen Kolonien angetroffen. GÖSSWALD (1941a) betrachtet Mono- und Polygynie bei verschiedenen Waldameisenarten in Verbindung mit anderen wesentlichen Eigenschaften als wichtiges taxonomisches Merkmal. BRIAN & BRIAN (1955) gliedern *Myrmica rubra* L. in eine monogyne und eine polygyne Subspecies auf. Weibchen der monogynen Form sind durchschnittlich größer (ssp. *macrogyna*) die der polygynen kleiner (ssp. *microgyna*). Die Arbeiterinnen sind sowohl bei diesen *Myrmica*-Formen als auch bei mono- und polygynen *Formica*-Arten (GÖSSWALD 1941a) im gleichen Sinn verschieden.

Für die *Leptothorax*arten mußte also zunächst geklärt werden, ob mono- und polygyne Kolonien jeweils zwei taxonomisch verschiedenen Untereinheiten der einzelnen Arten angehören, oder ob sich zwischen mono- und polygynen Völkern einer Art keine systematischen Verschiedenheiten beobachten lassen.

II. SYSTEMATISCHE BEDEUTUNG VON MONO- UND POLYGYNIE

Beim Vergleich von Weibchen und Arbeiterinnen von *L. acervorum*, *L. muscorum*, *L. tuberum* und *L. nigriceps*_A aus Völkern mit mehreren bzw. einem legenden (A-) Weibchen lassen sich keinerlei morphologische, Färbungs- oder Beborstungsunterschiede feststellen. Auch *L. gredleri* aus Nestern mit nur einem A-Weibchen und solchen mit a- und b-Weibchen neben dem A-Weibchen sind äußerlich nicht unterscheidbar. Die Präparation von Arbeiterinnen und Weibchen läßt ebenfalls keine Unterschiede zwischen mono- oder polygynen Völkern erkennen. Die Arbeiterinnen aller untersuchten *Leptothorax*arten besitzen durchwegs zwei Ovariolen (vgl. BIER 1953, 1954), die Weibchen

meist 6, gelegentlich 5 oder 7, sehr selten 8 Eiröhren. Die Länge der Ovariolen ist in vergleichbarem physiologischem Zustand bei Weibchen aus monogynen und polygynen Völkern einer Art gleich. Während GÖSSWALD (1941a) bei Weibchen von monogynen und polygynen Waldameisenarten beträchtliche Unterschiede in der Zahl und Länge der Ovariolen beobachtete, sind bei verschiedenen Leptothoraxarten auch keine derartigen Differenzen festzustellen.

Anhaltspunkte für eine taxonische Verschiedenheit mono- und polygynen Völker waren also allenfalls noch in Form von unterschiedlichen Körpermaßen zu erwarten. Daher wurde zunächst die Thoraxlänge von Weibchen und Arbeiterinnen aus mono- und polygynen Völkern von *L. acervorum*, *L. muscorum* und *L. tuberum* gemessen. *L. gredleri* wurde ebenfalls mitbearbeitet, obwohl bei dieser Art keine echte Polygynie vorzuliegen scheint.

Von *L. acervorum* wurden zwei Populationen, eine aus der Umgebung von Würzburg (Rottenbauer) und eine aus dem Nürnberger Reichswald verglichen (Tab. II). In der Population aus dem Reichswald lassen sich knapp sicherbare Unterschiede feststellen: Weibchen und Arbeiterinnen aus polygynen Völkern sind im Durchschnitt um einen geringen Betrag kleiner als die aus monogynen. In der Würzburger Population ist eine Differenz im gleichen Sinne zwar angedeutet, jedoch nicht statistisch abzusichern.

L. muscorum und *L. tuberum* zeigen ganz ähnliche Verhältnisse. Auch bei diesen Arten sind die Angehörigen polygynen Völker im Durchschnitt etwas kleiner als die monogynen. Die Unterschiede lassen sich jedoch nirgends gut statistisch absichern. Die Arbeiterinnen aus erst polygyn gewordenen (Ab-)Völkern gehören ihrer Größe nach erwartungsgemäß zu den monogynen, doch ist auch hier keine Sicherung möglich. Bei *L. gredleri* (Tab. II) kann wohl kein gesicherter Unterschied zwischen den Angehörigen monogynen und "funktionell monogynen" Kolonien erwartet werden.

Tab. II Thoraxlängen von ♀♀ und ♂♂ aus mono- und polygynen Völkern verschiedener Arten

L. acervorum Nbg.	n	Mittl. Thor. -lg.	$\pm \sigma$	P
♀♀ A	10	57,4	2,059	< 0,0003
♀♀ AA	30	54,9	1,523	
♂♂ A	50	48,6	1,889	< 0,0027
♂♂ AA	40	47,4	1,783	
L. acervorum Wzbg.				
♀♀ A	20	56,05	2,12	nicht ges.
♀♀ AA	20	54,9	1,994	
♂♂ A	40	45,4	2,853	nicht ges.
♂♂ AA	40	46,5	2,873	
L. muscorum				
♀♀ A	16	44,2	1,378	< 0,001
♀♀ AA	14	41,8	1,933	
♂♂ A	25	37,4	1,389	> 0,03 0,13
♂♂ AA	20	36,3	1,846	
♂♂ Ab	12	37,3	1,233	
L. gredleri				
♀♀ A	10	48,7	1,946	nicht sicherbar
♀♀ Aab	20	48,3	2,716	
♂♂ A	30	41,3	2,179	nicht sicherbar
♂♂ Aab	25	41,6	1,552	
L. tuberum				
♀♀ A	5	40,0	2,162	nicht sicherbar
♀♀ AA	8	39,7	1,140	
♂♂ A	20	27,7	1,189	nicht sicherbar
♂♂ AA	20	27,4	1,349	
Aus polygynen Völkern wurden normalerweise nur A-♀♀ vermessen. Bei L. muscorum sind zum Vergleich ♂♂ aus Kolonien mit einem A- und mehreren b-♀♀ (Ab) angeführt. L. gredleri kommt nur in Kolonien mit einem A-♀ und mit mehreren a- und b-♀♀ neben einem A-♀ (Aab) vor.				

Da es sich bei den beobachteten Größendifferenzen um Beträge von nur 2 - 4 % der Thorax- und damit auch der Körperlänge handelt, ist eine taxonomische Verschiedenheit zwischen mono- und polygynen Völkern der genannten Arten nicht wahrscheinlich. Die geringen, nur zum Teil statistisch sicherbaren Größenunterschiede bei den Weibchen mögen darauf zurückzuführen sein, daß größere Weibchen mehr Reservestoffe speichern können und so bei der selbständigen Koloniegründung häufiger Erfolg haben als kleine. In monogynen Nestern werden daher größere Weibchen öfter als Königinnen zu finden sein als kleinere, während letztere in polygynen Völkern ebenso Aufnahme und Lebensmöglichkeit finden wie größere. Die Unterschiede bei Arbeiterinnen dürften, wo sie überhaupt als gesichert betrachtet werden können, auf den modifikatorischen Einfluß der Nahrungskonkurrenz zwischen Weibchen und Brut (BIER 1956, MAMSCH 1965) zurückzuführen sein.

Zur Sicherung der Annahme, daß es sich bei mono- und polygynen Völkern jeder Art um jeweils die gleiche systematische Einheit handelt, wurde noch ein zweites Merkmal herangezogen: die relative Länge der Epinotaldornen.

Die Tabelle III zeigt eindeutig, daß man anhand der aufgestellten Indices zwar die verschiedenen Arten, auch nahe verwandte wie *L. muscorum* und *L. gredleri*, sehr gut unterscheiden kann, daß eine Verschiedenheit zwischen mono- oder polygynen Völkern innerhalb einer Art jedoch nirgends sicher feststellbar ist.

Ein weiteres Argument gegen die Annahme einer Spaltung der Arten in je eine monogyne und eine polygyne Subspecies ist die Tatsache, daß von allen 4 hier genannten Arten und auch von *L. nigriceps*_A monogyne und polygyne Völker jeweils im gleichen Biotop nebeneinander anzutreffen sind.

Tab. III: Epinotaldornindices von ♀♀ und ♂♂ aus mono- und polygynen Kolonien verschiedener Arten (vgl. Tab. II)				
L. acervorum	n	Epinotaldornind.	±σ	P
♀♀ A	10	1,87	0,066	nicht sicherbar
♀♀ AA	10	1,85	0,127	
♂♂ A	20	1,80	0,101	nicht sicherbar
♂♂ AA	20	1,81	0,110	
L. muscorum				
♀♀ A	10	1,73	0,088	nicht sicherbar
♀♀ AA	10	1,69	0,149	
♂♂ A	15	1,73	0,082	nicht sicherbar
♂♂ AA	15	1,71	0,078	
L. gredleri				
♀♀ A	10	1,48	0,063	nicht sicherbar
♀♀ Aab	10	1,51	0,075	nicht sicherbar
♀♀ cd	8	1,47	0,127	nicht sicherbar
♂♂ A	14	1,53	0,086	nicht sicherbar
♂♂ Aab	15	1,51	0,105	
L. tuberum				
♀♀ A	5	2,14	0,266	nicht sicherbar
♀♀ AA	8	2,27	0,197	
♂♂ A	20	2,31	0,211	nicht sicherbar
♂♂ AA	20	2,34	0,194	

Unter dieser Voraussetzung kann nun die Frage gestellt werden, wie häufig Mono- und Polygynie in den Populationen der verschiedenen Arten auftreten und welche Vorgänge dafür verantwortlich sind, daß manche Arten fakultativ polygyn, andere stets monogyn vorkommen.

E. VERBREITUNG, REGULATION UND AUSWIRKUNGEN VON MONO- UND POLYGYNIE

I. POPULATIONSANALYTISCHE UNTERSUCHUNGEN

Zur Untersuchung der Häufigkeit von Mono- und Polygynie war es notwendig, eine genügend große Anzahl vollständiger Kolonien aus Populationen der einzelnen Arten zu bearbeiten. Überwinternde Völker boten die beste Vergleichsbasis. Sämtliche insgesamt ca. 3000 entflügelten Weibchen aus den Nestern wurden hierzu präpariert und nach den Befunden in A-, a-, b-, c- oder d-Weibchen unterteilt. Nach den beobachteten Kombinationsmöglichkeiten in den Kolonien konnten dann die einzelnen Arten als fakultativ polygyn, funktionell monogyn oder stets monogyn bezeichnet werden.

a) Fakultative Polygynie

Fakultativ polygyn sind vor allem die Arten *L. (M.) acervorum* und *L. (M.) muscorum*: Monogyne und polygyne Völker kommen nebeneinander vor.

Von *L. acervorum* wurden insgesamt 856 Kolonien zur genauen Untersuchung ins Labor gebracht, weitere ca. 200 Nester wurden im Freiland beobachtet und zur Kontrolle des Brutzustandes oder für Verbreitungsdaten registriert.

Von den 856 Nestern enthielten 28 (3,5 %) Koloniegründungen durch je ein Weibchen, zwei Koloniegründungen durch je 2 Weibchen; 72 Völker (8,4 %) enthielten kein Weibchen, 392 (45,8 %) je 1 Weibchen und 362 (42,3 %) mehr als ein entflügeltes Weibchen.

Diese Kolonien wurden im Verlauf von 4 Jahren an den verschiedensten Fundorten (Karte I) entnommen. Um ein genaues Bild von der Zusammensetzung einer größeren Population zu geben, soll

hier die Analyse von 213 Völkern aus einem Biotop, der Abteilung Haidelbach im Nürnberger Reichswald, dargestellt werden. Die Kolonien wurden vom 7. - 9. III. 1966 auf einer Gesamtfläche von 750 qm eingesammelt.

Darunter waren: 13 (6,1 %) Koloniegründungen
 20 (9,5 %) ohne Weibchen
 59 (27,6 %) mit 1 Weibchen
 121 (56,8 %) mit mehreren Weibchen.

Die Weibchen aus den monogynen Völkern waren alle begattet und wiesen Corpora lutea in den Ovariolen auf. In den Nestern mit mehreren ♀♀ fanden sich alte, begattete (A-), junge begattete (b), alte unbegattete (c-) und junge unbegattete (d-) Weibchen in vielfältiger Kombination. (Tab. IV)

Tab. IV *L. acervorum*. Häufigkeit der Weibchenkombinationen in einer Population aus dem Nürnberger Reichswald.
 A: Nur ein altes, legendes ♀ im (monogynen) Volk;
 AA: Mehr als ein A-♀ keine sonstigen im Volk;
 b, c und d: Je ein oder mehrere ♀♀ dieses Typs im Volk

♀ - Kombination	Zahl der Kolonien
A	59 (+ 13 Kolonie-
Ac d (mit Ac und Ad)	54 gründungen)
Ab	3
Abcd (mit Abc)	2
AA	40
AAcd (mit AA c und AAd)	12
AAbcd	3
AAb	2
Nestteile (b, c, bc, cd, bd)	5 (+ 20 ohne ♀♀)

Damit enthielten in der untersuchten Population 63 Völker (30 %) mehrere begattete Weibchen. 57 Völker sind definitionsgemäß als polygyn zu bezeichnen, das entspricht 26,7 % der gesamten Popu-

lation. Die polygynen Kolonien dieser Proben beherbergten je 2 - 37 begattete, legende Weibchen; als Höchstzahl wurden in einem Volk aus der Umgebung von Kitzingen (Karte 1) 154 begattete, le-
gende Weibchen beobachtet. 5 Völker (2, 4 %) müssen als gerade polygyn
geworden aufgefaßt werden, 116 Kolonien (54, 5 %) hatten nur je ein
A-Weibchen und 33 Nester (16, 5 %) waren sonstige, ohne Weibchen
oder Koloniegründungen.

Von den 119 Völkern mit mehr als einem entflügelten Weib-
chen waren damit nur 65, also etwas mehr als die Hälfte, wirklich poly-
gyn, wenn man als Kriterium die Tatsache betrachtet, daß die Weib-
chen begattet sind. 54 Völker beherbergten neben nur einem für die
Reproduktion verantwortlichen A-Weibchen mehrere (1-50) unbegatte-
te, ältere oder jüngere Weibchen. Wo dieser Fall so häufig und regel-
mäßig auftritt, sollte er mit einer eigenen Bezeichnung belegt wer-
den. Hierfür wird "Pseudopolygynie" vorgeschlagen.

Bei *L. acervorum* kommt also echte Polygynie neben
Monogynie und Pseudopolygynie in jeweils beträchtlichem Umfang
vor. Durch Untersuchungen an anderen Populationen konnte dies bestä-
tigt werden. Der Übergang von Monogynie bzw. Pseudopolygynie zur
Polygynie durch Aufnahme begatteter Jungweibchen ist durch die Fun-
de von 5 Völkern mit b-Weibchen neben einem A-Weibchen wahr-
scheinlich gemacht.

Bei *L. (M.) muscorum* wurden ähnliche Verhältnisse
vorgefunden. Unter insgesamt 319 ins Labor gebrachten Nestern waren:

18	{5, 6 %}	ohne Weibchen
7	{2, 2 %}	Koloniegründungen
158	{49, 6 %}	mit 1 Weibchen
136	{42, 6 %}	mit mehr als 1 Weibchen.

Zur Darstellung der wirklichen Zusammensetzung der
Freilandpopulationen wurden zwei Proben, die am 7. - 9. III. 1966
an verschiedenen Stellen im Nürnberger Reichswald eingesammelt

wurden, genau analysiert. Tab. V charakterisiert die beiden Fundorte aufgrund der Leptothoracini-Assoziation.

Tab. V Vergleich zweier Leptothoracini-Populationen aus verschiedenen Abteilungen des Nürnberger Reichswaldes		
Arten	Abt. Haidelbach (750 qm)	Abt. Solach (370 qm)
<i>L. acervorum</i>	213 = 79,2 %	7 = 11,8 %
<i>L. muscorum</i>	41 = 15,2 %	46 = 78,0 %
<i>Harp. subl.</i>	6 = 2,3 %	6 = 10,2 %
<i>L. kutteri</i>	9 = 3,3 %	- -
	269	59

Die Kolonien des dulotischen *Harpagoxenus sublaevis* NYL. enthalten dabei meist *L. muscorum* und *L. acervorum* als Hilfsameisen, *L. kutteri* lebt in Nestern von *L. acervorum* als arbeiterloser Sozialparasit (vgl. BUSCHINGER 1966a). Die Zusammensetzung der beiden *L. muscorum*-Populationen ist aus Tabelle VI zu entnehmen.

Tab. VI <i>L. muscorum</i> . Zusammensetzung von zwei Populationen aus dem Nürnberger Reichswald		
Nester	Haidelbach	Solach
mit 1 Weibchen	13 = 31,7 %	13 = 28,3 %
mit mehr als 1 ♀	24 = 58,5 %	32 = 69,6 %
ohne ♀	2 = 4,9 %	1 = 2,1 %
Koloniegründ.	2 = 4,9 %	- -
	41	46

Tab. VII <i>L. muscorum</i> : Aufschlüsselung von zwei Populationen nach Häufigkeit der verschiedenen Weibchenkombinationen			
♀-kombination	Haidelbach	Solach	gesamt
A	13	13	26
Acd	4	5	9
Ab	5	12 (!)	17
Abcd	11	4	15
AA	1 (!)	2 (!)	3
AAcd	-	1	1
AAbcd	-	5	5
Nestteile	3	3	6
kolgr. und oh. ♀	4	1	5
	41	46	87
Tab. VII <i>L. muscorum</i> : Aufschlüsselung von zwei Populationen nach Häufigkeit der verschiedenen Weibchenkombinationen			

Wie bei *L. acervorum* sind auch bei *L. muscorum* alte legende (A-), junge frisch begattete (b-) und unbegattete alte (c-) und junge (d-) Weibchen in den Nestern. Der wesentliche Unterschied liegt in der sehr geringen Zahl polygyner Völker mit alten Weibchen (*L. muscorum*: 3 = 3,4 % der gesamten 2 Populationen, *L. acervorum*: 57 = 26,6 %) und dem gegenüber *L. acervorum* wesentlich höheren Anteil an Nestern mit begatteten Jungweibchen (*L. muscorum*: 42 = 48,3 % der gesamten Population, *L. acervorum*: 11 = 5 %) (Tab. IV, VII).

Dennoch dürfen echt polygyne (AA-) Völker nicht als seltene Ausnahmen bei *L. muscorum* betrachtet werden, da in anderen Populationen ihr Anteil wesentlich höher ist. Im Winter 1964/65 wurden aus der Umgebung von Würzburg (verschiedene Fundorte) insgesamt 48 *L. muscorum*-Völker mit mehr als 1 Weibchen präpariert. 30 davon beherbergten nur 1 A-Weibchen, daneben begattete und unbegattete Jungweibchen (b, d, auch c); 4 Kolonien enthielten neben 1 A-♀ nur c- und d-♀♀ und in 14 Völkern (= 29%) waren mehrere A-Weibchen, daneben auch b-, c- und d-Weibchen.

Auffallend ist bei dieser Art, daß die Zahl der Nester mit 1 A- und daneben b-Weibchen, also der "gerade polygyn gewordenen" Kolonien, die mit mehreren A-Weibchen bei weitem übertrifft. Ob dies ein Hinweis auf spätere Kolonieteilung ist, muß dahingestellt bleiben. Solche Tochternester müßten aus 1 oder mehreren b-Weibchen und Arbeiterinnen bestehen, doch wurden derartige Kolonien nicht in genügend großem Umfang gefunden.

In einem Nest wurden neben 1 A-♀ 6 junge unbegattete und nicht weniger als 68 frisch begattete Jungweibchen angetroffen. In 2 von den insgesamt 103 präparierten polygynen *muscorum*-Völkern wurde ein bisher bei *L. acervorum* nicht beobachteter Weibchentyp gefunden, nämlich je 1 Weibchen mit gefülltem Receptaculum und kurzen Ovariolen ohne Corpora lutea, aber ohne Thoraxmuskulatur und mit nur sehr gering entwickeltem Fettkörper an deren Stelle. Diese Weibchen wurden als a-♀♀ bezeichnet. Es wird angenommen, daß es sich dabei um ältere, begattete Weibchen handelt, die aus irgendwelchen Gründen (Hemmung durch das A-♀ ?) ihre Ovarien nicht zur Legereife entwickeln konnten. Dieser Weibchentyp ist bei *L. gredleri* noch sehr viel häufiger.

Einige selten gefundene *Leptothorax*-Arten lassen sich in diese Gruppe der fakaltativ polygynen einordnen. Die in den

Alpen verbreitete *Leptothorax* (L.) *nigriceps*_A, die im Untersuchungsgebiet nicht vorkommt, muß hier erwähnt werden, um Verwechslungen mit der als L. (L.) *nigriceps*_M bezeichneten Art zu begegnen. In den Schweizer Alpen konnte eine Reihe von Nestern untersucht werden. Im Freiland wurden in ca. 60 - 70 % der Kolonien mehrere (bis etwa 30) Weibchen angetroffen. Die Präparation ergab, daß diese Völker ähnlich wie L. *acervorum* alle Weibchentypen kombiniert enthielten. Zum Zeitpunkt der Untersuchung (Juli 1966) waren es A-, b-, c- und d-Weibchen, daneben teilweise noch geflügelte Weibchen. Auch die Kombination der verschiedenen Weibchen erinnert stark an die Verhältnisse bei L. *acervorum*. Echte Polygynie kommt vor: In 5 Nestern, deren Weibchen sämtlich durchpräpariert wurden, befanden sich jeweils 2-6 A-Weibchen. 2 Nester enthielten 1 A-Weibchen und 1 bzw. 3 b-Weibchen, waren also "gerade polygyn geworden". L. *nigriceps*_A muß also ebenfalls als fakultativ polygyn bezeichnet werden; daneben kommt Pseudopolygynie vor.

Auch von L. (L.) "*tuborum* FABR." wurden nur wenige Nester gefunden. Sie stellt im Untersuchungsgebiet die einzige Art aus dem Subgenus *Leptothorax* dar, von der polygyne Völker angetroffen wurden. Von 34 Kolonien waren:

- 1 ohne Weibchen
- 1 Koloniegründung durch 2 ♀♀
- 17 monogyn
- 15 polygyn.

In 8 durchpräparierten polygynen Nestern waren alle Weibchen begattet und entweder legend (A) oder im Übergang von frisch begattet zu legend (b → A). Pseudopolygynie scheint zu fehlen. Auch diese Art ist als fakultativ polygyn zu bezeichnen.

Die sehr seltene, bei L. *acervorum* sozialparasitisch lebende L. (M.) *kutteri* soll hier nur deshalb erwähnt werden, weil sie sich

in ihrem Monogynie-Polygynie-Verhalten trotz der parasitischen Lebensweise gut mit den selbständig lebenden *Mychothorax*-Arten vergleichen läßt.

Aufgefunden wurden insgesamt nur 14 *L. kutteri*-enthaltende Nester im Nürnberger Reichswald. Neun Völker beherbergten nur je ein begattetes, legendes *L. kutteri*-Weibchen, stets neben mehreren (maximal 37) begatteten, legenden Weibchen der Wirtsart. Vier Kolonien enthielten mehr als ein begattetes *L. kutteri*-Weibchen, nämlich 2, 4, 5 bzw. 6. In den Völkern mit 5 bzw. 6 *kutteri*-Weibchen fanden sich folgende Kombinationen: 2A3b (+2A der Wirtsart) und 4A2b (+Ab2d von *L. acervorum*).

Fakultative Polygynie konnte also bei 4 selbständigen Arten (*L. acervorum*, *L. muscorum*, *L. nigriceps*_A und *L. tuberum*) beobachtet werden. Auch die Weibchen-Verhältnisse bei der sozialparasitischen *L. kutteri* entsprechen dieser Gruppe.

b) Funktionelle Monogynie

Bei *L. (M.) gredleri* wurden im Freiland wie bei den Arten der vorhergehenden Gruppe Völker mit nur einem Weibchen neben anderen mit mehreren, morphologisch vollwertigen entflügelten Weibchen angetroffen. Die Präparationsergebnisse machen jedoch die gesonderte Betrachtung dieser Art notwendig.

Von 212 genau untersuchten Nestern enthielten:

3	je 1 ♀ in Koloniegründung	(1,4 %)
19	kein Weibchen	(9,0 %)
57	nur je 1 Weibchen	(26,9 %)
133	mehr als 1 Weibchen	(62,7 %)

Proben aus 3 verschiedenen Populationen, die im Winter 1965/66 eingesammelt wurden, sollen im folgenden genauer aufgeschlüsselt werden.

Tab. VIII <i>L. gredleri</i> . Vergleich von drei Populationen aus der Umgebung von Würzburg (Karte I) nach Häufigkeit der Kolonien mit einem und mehr als einem ♀					
Fundort	1 ♀	> 1 ♀	kolgr.	oh. ♀	gesamt
Oberdürrb.	8 (34, 8 %)	15 (65, 2 %)	-	-	23
Erlabrunn	6 (25 %)	16 (66, 6 %)	-	2 (8, 4 %)	24
Rottenb.	9 (33, 3 %)	15 (55, 5 %)	1 (3, 7 %)	2 (7, 5 %)	27
	23 (31, 1%)	46 (62, 2%)	1 (1, 3 %)	4 (5, 4%)	74

Tab. IX <i>L. gredleri</i> . Vergleich von drei Populationen in der Häufigkeit der verschiedenen Weibchenkombinationen in den Nestern					
Fundort	A	Ac, Ad, Acd	Aa (+b, c, d)	oh. ♀	kolgr.
Oberdürrb.	8	7	8	-	-
Erlabrunn	6	7	9	2	-
Rottenb.	9	6	9	2	1
	23 (31, 1%)	20 (26, 9%)	26 (35, 1%)	4 (5, 4%)	1 (1, 3%)

Die Verteilung der Kolonien mit einem und mit mehr als einem Weibchen (Tab. VIII) ist in allen 3 untersuchten Populationen ziemlich ähnlich und entspricht auch recht gut den Zahlenverhältnissen in allen 212 untersuchten Nestern.

Aus der Tab. IX geht hervor, daß 43 Nester (58, 1%) nur je ein begattetes und 26 (35, 1 %) mehr als ein begattetes Weibchen enthielten. Auffälligster Unterschied zu den fakultativ polygynen Arten ist, daß

von den gesamten 74 Völkern 69 (93,3 %) nur je ein einziges A-Weibchen, also legendes Weibchen, beherbergten, der Rest keines. Mehr als ein A-Weibchen wurde bei dieser Art niemals in einem Nest gefunden. Dagegen enthalten 35 % der Nester neben dem begatteten, legenden Weibchen eine Anzahl begatteter, älterer (a-) Weibchen, also solcher, deren Flugmuskulatur abgebaut ist, deren Ovar jedoch nicht über den Zustand bei frisch begatteten Jungweibchen hinausgereift ist. Da in den Nestern also niemals mehrere Weibchen an der Reproduktion beteiligt sind, handelt es sich bei dieser Art definitionsgemäß um eine Form von Monogynie, die als "funktionelle Monogynie" bezeichnet werden kann.

c) Regelmäßige und obligatorische Monogynie

Bei einer Reihe von Arten konnten im Freiland praktisch nur Nester mit je einem Weibchen angetroffen werden (Tab. X).

Tab. X Funde von Nestern der stets monogynen *Leptothorax*-arten. n: Anzahl der genau untersuchten Nester, in () Gesamtzahl der aufgefundenen Nester

Art	n	mit 1 ♀	mit >1 ♀	oh. ♀	kolgr.
<i>L. nylanderi</i>	225 (330)	197	5	21	6
<i>L. unifasc.</i>	342 (450)	254	8	47	31
<i>L. nigric. M</i>	26 (40)	21	-	3	2
<i>L. interrupt.</i>	10 (10)	6	-	-	4
<i>L. corticalis</i>	7 (25)	7	-	-	-
<i>L. affinis</i>	30 (50)	21	3	3	3

Die Weibchen aus den wenigen Völkern mit mehr als einem entflügelter Weibchen wurden stets alle präpariert; auch in diesen Kolonien fand sich jeweils nur 1 A-♀, die übrigen waren unbegattete d-♀♀. In solchen Nestern trifft man häufig daneben noch geflügelte Weibchen an. Wahrscheinlich handelt es sich um Weibchen, die witterungsbedingt nicht schwärmen konnten und so bis in den Winter zurückblieben.

Von den einzelnen Arten wurden nur solche Kolonien eingesammelt, die wirklich vollständig waren. Andere, die nicht vollständig zu erfassen waren, wurden im Freiland belassen. Auch in diesen Nestern wurden bei den genannten Arten niemals Hinweise auf eine Polygynie beobachtet. Von *L. corticalis* wurden nahezu alle Kolonien am Ort belassen, da diese Art im Untersuchungsgebiet sehr selten vorkommt. *L. affinis* ist schwer vollständig einzusammeln; die Nester finden sich meist in trockenen, zähen Schlehdornzweigen. Beim Zerbrechen dieser Zweige wird in der Regel ein Teil der Bewohner weggeschleudert.

Die verhältnismäßig hohe Zahl von Koloniegründungen bei *L. unifasciatus* ist darauf zurückzuführen, daß nach solchen besonders intensiv gesucht wurde. Sie fanden sich bevorzugt in Schneckengehäusen (vgl. GÖSSWALD 1932).

Bei den einheimischen Arten der Gattung *Leptothorax* zeichnet sich nach diesen Befunden eine Gliederung ab und zwar in 1.) eine Gruppe, deren Arten in monogynen und polygynen Nestern nebeneinander vorkommen (*L. acervorum*, *L. muscorum*, *L. tuberum* und *L. nigriceps*_A), 2.) eine Art, deren Nester zwar häufig mehrere begattete, aber stets nur 1 legendes Weibchen enthalten (*L. gredleri*) und 3.) eine Gruppe von Arten, die stets monogyn angetroffen werden (*L. nylanderi*, *L. unifasciatus*, *L. nigriceps*_M, *L. interruptus*, *L. corticalis* und *L. affinis*). Ob ein Volk polygyn wird oder nicht,

scheint bei den fakultativ polygynen Arten vom Zufall bzw. vom Angebot an begatteten Jungweibchen abzuhängen. Wie aber verhindern die stets monogynen Arten, daß weitere begattete Weibchen ins Nest gelangen?

II. VERHALTENSBIOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN ZUR REGULATION DER MONOGYNIE

Die Kopula wurde bei *Leptothorax* bisher nur von wenigen Autoren beschrieben (FOREL 1874 für *L. acervorum*, BERNARD 1957 bei *L. carinthiacus*). Im Labor gelang es nur CHAUVIN (1948) *L. nylanderi* bei der Kopula zu beobachten. Trotz vieler Versuche gelang es mir nicht, im Labor genügend frisch begattete Weibchen von einer der bearbeiteten *Leptothorax*-arten zu erhalten. So mußten die Versuche zum Verhalten der Völker gegenüber fremden, zusätzlichen Weibchen mit alten, legenden Weibchen durchgeführt werden. Ihre Zahl blieb relativ gering, da für jeden Versuch 1 oder 2 vollständige Völker erforderlich waren, die nur jeweils einmal verwendet werden konnten.

Die Versuche wurden nicht nur mit den monogynen Arten durchgeführt, sondern vergleichsweise auch mit der fakultativ polygynen *L. acervorum*. In der Gruppe der im Freiland stets monogynen Arten wurden Unterschiede festgestellt, die eine gesonderte Bearbeitung von *L. nylanderi* und *L. unifasciatus* rechtfertigen.

a) Die fakultativ polygyne *L. acervorum*

Bei dieser Art war es notwendig, monogyne Völker und polygyne

getrennt auf ihre Reaktion gegenüber Weibchen aus monogynen und polygynen Völkern zu untersuchen. In einer dritten Versuchsgruppe wurden monogyne und polygyne Völker bzw. Weibchen aus solchen vereinigt.

Monogyne Völker derselben Population

- 1.) In 4 Versuchen wurden je 2 frisch ihren Kolonien entnommene Königinnen (A-Weibchen) zusammen in einer Butterschale angesetzt. Schon kurze Zeit nach Versuchsbeginn waren Kämpfe zwischen den Weibchen zu beobachten, nach 24 Stunden war je Versuch ein Weibchen getötet.
- 2.) Zu 5 vollständigen Völkern wurde je ein koloniegründendes Weibchen (im Freiland während der Überwinterung mit Larven angetroffen) gegeben. Alle 5 Weibchen wurden nach (2, 2, 3, 3, 3) Tagen getötet. Angriffe durch die Arbeiterinnen erfolgten bereits am ersten Tag, 2 Weibchen schienen am 2. Tag adoptiert zu sein, da sie sich frei mitten im Nest bewegten, waren aber dennoch einen Tag später getötet.
- 3.) Zu 10 vollständigen Völkern in "Butterschalen" wurde je ein fremdes Weibchen gegeben. In allen Nestern waren am folgenden Tag Kämpfe zu beobachten. Nach 3, 4, 5, 5, 5, 5, 9, 20 Tagen war je Nest ein Weibchen getötet, im letzten Nest blieben beide Weibchen bis zum Versuchsende nach 4 Monaten am Leben.
- 4.) Fünf vollständige Völker wurden durch Einleiten von CO₂ narkotisiert, bis sich keine Bewegung mehr zeigte. Hierauf wurde je eine fremde Königin zugesetzt, die ebenfalls mittels CO₂ betäubt war. In 3 Nestern wurde das zugesetzte Weibchen nach dem Erwachen der Kolonie sofort getötet, in 2 Nestern blieb es bis Versuchsende 4 Monate im Nest.
- 5.) Je 2 vollständige Völker wurden in einer Glastube zusammengeschüttet, durchgeschüttelt und in Butterschalen angesetzt. In 2 Versuchen wurde nach 1 Tag je ein Weibchen getötet, in 3 Versuchen verschmolzen die Völker friedlich, die Weibchen blieben am Leben.
- 6.) Zu 5 entweiselten Völkern wurden sofort nach Entweiselung jeweils 2 fremde Weibchen gesetzt. In 4 Versuchen wurden beide Weibchen adoptiert und blieben am Leben, in einem Nest wurden beide (!) am ersten Versuchstag getötet.
- 7.) Zwischen 10 Völkern wurden untereinander die Weibchen ver-

tauscht. 2 Völker töteten je das zugesetzte Weibchen sofort, 8 nahmen es nach kurzen Angriffen an.

- 8.) Sechs Völker wurden entweiselte und die Weibchen nach 48 Stunden jeweils in ein fremdes entweiseltes Volk zurückgegeben. Alle 6 Völker nahmen das fremde Weibchen sofort ohne Feindseligkeiten an.

Polygyne Völker

- 1.) In 6 Versuchen wurden die Weibchen von je 2 polygynen Völkern vermischt. Nach 48 Stunden waren keinerlei Kämpfe zu beobachten. Nun wurden die Arbeiterinnen der beiden Völker zugeschüttet, wobei ebenfalls kein Weibchen angegriffen wurde. Der Versuch wurde nach 6 Wochen beendet, nirgends war ein Weibchen beschädigt worden. Da die lebenden Weibchen bei Versuchsbeginn nicht exakt als begattet oder unbegattet beurteilt werden konnten, wurden nach dem Versuch alle in den verschmolzenen Völkern vorhandenen Weibchen präpariert. Danach enthielten 4 der Versuchsgruppen nur je 4-10 A-♀♀, waren also aus echt polygynen Nestern gebildet worden, ein Nest enthielt 4Alc-♀♀, eines 3A- und 1 b → A-♀.
- 2.) Jeweils 2 polygyne Völker wurden in 6 Versuchen direkt vermischt. In 5 Versuchen blieben alle Weibchen am Leben (Präparationsergebnis: 4A; 4Ac; 5Ac; 6A4c; A3c), in einem Versuch wurden 3 A-♀♀ getötet, 1A- und 1c-♀ blieben am Leben.

Mono- und polygyne Völker

- 1.) In 5 Versuchen wurden zu je einem monogynen Volk allmählich die Weibchen je eines echt polygynen (AA) Volks gegeben. 3 Völker töteten alle Weibchen der polygynen Kolonien (2, 3, 5 Weibchen); ein Volk tötete die ersten beiden und adoptierte das 3. Weibchen. Eine Kolonie tötete nur das erste und nahm 2 weitere Weibchen auf.
- 2.) Zu 5 polygynen Völkern (AA) wurde je ein Weibchen aus einem monogynen Volk gegeben. In 4 Nestern wurde dieses getötet, in einem angenommen.
- 3.) In 6 Versuchen wurde je ein monogynes und ein polygyes Volk unter Schütteln total vermischt. In nur einem Nest wurde 1 A-Weibchen getötet, die übrigen 5 verschmolzen friedlich.

Aus diesen Versuchen ist zu erkennen, daß es unter bestimmten Bedingungen gelingt, Völker zur Aufnahme fremder A-Weibchen zu brin-

gen. Monogyne Völker werden dabei polygyn. Ein besonderes Verhalten zur Aufrechterhaltung der Monogynie kann daher auch bei monogynen Völkern mit Sicherheit ausgeschlossen werden.

Daß dennoch die Aufnahme fremder Weibchen nicht in jedem Fall reibungslos gelingt, dürfte auf ein Abwehrverhalten gegenüber nestfremden Artangehörigen zurückzuführen sein. Nestfremde Arbeiterinnen werden bei dieser Art kaum angegriffen, nestfremde Weibchen, von denen ja nach GÖSSWALD (1938b) der Volksduft ausgeht, lösen das Abwehrverhalten naturgemäß stärker aus. Die Arbeiterinnen polygynen Völker sind an den Mischduft verschiedener Weibchen "gewöhnt", so daß die Aufnahme fremder Weibchen in solchen Völkern leichter gelingt als in monogynen, wo die Arbeiterinnen ein fremdes Weibchen sofort wahrnehmen. Einerseits dürfte eine mehr oder weniger rasche Gewöhnung an fremde Weibchen bei dieser Art die Aufnahme erleichtern, andererseits zeigen die Versuche mit entweiselten Völkern deutlich, daß das Abwehrverhalten gegenüber Nestfremden, das zunächst auch in entweiselten Völkern bei Zugabe fremder Weibchen in Erscheinung tritt, schon nach 48 Stunden völlig erlischt. Setzt man dann fremde A-Weibchen zu, werden sie sofort adoptiert. Ein nestfremdes Weibchen scheint somit für die Arbeiterinnen Auslöser für Pflegehandlungen und für Abwehrreaktionen zu sein. Die Konkurrenz zwischen diesen beiden Verhaltensweisen mag die unterschiedlichen Ergebnisse in den Versuchen bedingen. In Versuchen mit *L. tuberum* wurden ähnliche Ergebnisse erzielt wie bei *L. acervorum*.

b) Die funktionell monogyne *L. gredleri*

Im Falle der funktionellen Monogynie dieser Art scheint eine Regulation der Zahl der legenden Weibchen durch die Hemmung der Ovarentwicklung bei jungen Weibchen bewirkt zu werden. Die Frage nach einem Regulationsverhalten gegenüber alten, legenden Weibchen

erschien daher interessant. Auch bei dieser Art wurde zwischen Völkern mit einem und mit mehreren Weibchen unterschieden.

ba) monogyne Völker

- 1.) Nach Vermischen von 4mal je 2 monogynen Völkern im Winterzustand wurde binnen 5 Tagen je ein Weibchen getötet, das andere übernahm die Rolle der Nestkönigin.
- 2.) Zwischen 9 monogynen Völkern wurden die Weibchen vertauscht, wobei alle bis Versuchsende (6 Wochen) am Leben blieben.
- 3.) 3 monogyne Völker wurden entweisiert und nach 48 Stunden jeweils 2 fremde Weibchen aus monogynen Völkern zugesetzt. Nach 4, 5, 5 Tagen war je Nest ein Weibchen getötet, das andere blieb am Leben.

bb) Völker mit mehr als 1 Weibchen

- 1.) 3mal je 2 "polygyne" Völker wurden vermischt und angesetzt. Je Versuch wurde nach 2, 3, 5 Tagen ein A-Weibchen getötet, alle übrigen ♀♀ und ♂♂ blieben am Leben.
- 2.) Zwischen 3 Völkern mit mehreren ♀♀ wurden alle Weibchen ausgetauscht. Alle Weibchen wurden in den fremden Nestern friedlich aufgenommen.
- 3.) Zu 4 "polygynen" Kolonien wurden alle Weibchen je eines weiteren "polygynen" Volkes gegeben. In 3 Nestern wurde jeweils das fremde A-Weibchen getötet, im 4. Nest konnten nach 3 Wochen präparativ 2 A-Weibchen festgestellt werden. Das eine davon war jedoch mittlerweile in reger Eiablage, das 2. hatte sehr dünne Ovariolen, in denen nur die Corpora lutea auf die frühere Legetätigkeit hinwiesen.

Auf Grund der Schwierigkeiten der Materialbeschaffung und der langen Haltungsdauer (die ursprüngliche Weibchenkombination kann ja erst nach Ende des Versuchs durch Präparation sicher bestimmt werden; eine Reihe von Versuchen, die mit Ac-Völkern angesetzt waren, sind nicht erwähnt) war es nicht möglich, den interessanten Verhältnissen gerade bei dieser Art weiter nachzugehen. Wo bei den Regulationsversuchen Weibchen getötet wurden, scheint es sich hier, im Gegensatz zu *L. acervorum*, tatsächlich um eine echte Regu-

gulation zur Monogynie zu handeln. Interessant ist hier auch die Beobachtung, daß dieses Regulationsverhalten weder von unbegatteten, noch von begatteten a-Weibchen ausgelöst wird. Erst wenn ein Weibchen zur Eiablage übergegangen ist, wirkt es regulationsauslösend.

c) Die regelmäßig monogyne *L.nylanderi*

Beobachtungen von DONISTHORPE (1927) und CHAUVIN (1948) ließen die Vermutung zu, daß *L.nylanderi* nicht streng monogyn ist. Im Vergleich zu *L.unifasciatus* wurden im Regulationsverhalten tatsächlich Unterschiede gefunden, die eine gesonderte Untersuchung von *L.nylanderi* erforderlich machten.

- 1.) Unter Narkose mittels CO_2 wurden 5 vollständige Völker mit je einem fremden Weibchen durchgeschüttelt und dann in einer Butterschale angesetzt. Nach 2 Tagen war in allen 5 Nestern je 1 Weibchen getötet.
- 2.) Zu 6 vollständigen Völkern wurde je 1 fremdes Weibchen gesetzt. 4 Völker brachten das fremde Weibchen nach 1, 3, 3, 4 Tagen um, in 2 Nestern blieben beide Weibchen bis Versuchsende (8 Wochen) am Leben.
- 3.) Zu 9 entweiselten Völkern wurden nach 24 Stunden je 2 fremde Weibchen gegeben. In 6 Nestern wurde binnen 4 Tagen je ein Weibchen umgebracht, in 3 blieben beide bis Versuchsende 6 Wochen lebend.
- 4.) Zu 7 Völkern, deren eigenes Weibchen sich frei bewegen konnte, wurde je ein fremdes Weibchen in einem Käfig (s.o.) gesetzt. In 3 Nestern drangen Arbeiterinnen in den Käfig ein und brachten das fremde Weibchen um. In 4 Nestern wurde ein Teil der Brut von den Arbeiterinnen in den Käfig getragen. Nach 14 Tagen wurden in diesen Nestern die Käfige geöffnet, worauf in einem Nest noch ein Weibchen getötet wurde. In 3 Nestern blieben die 2 Weibchen bis zum Ende des Versuchs (8 Wochen) am Leben. Die beiden Weibchen saßen dabei friedlich nebeneinander inmitten der Brut und der Arbeiterinnen, Präparation ergab, daß beide in gleicher Weise Eier ablegten.
- 5.) Je 2 vollständige Völker wurden in 6 Versuchen vermischt. In

3 der gemischten Nester wurde nach 2, 5, 8 Tagen je ein Weibchen getötet, in den 3 anderen blieben beide Weibchen lebend.

- 6.) Zwischen 6 Nestern wurden die Weibchen vertauscht. 4 Völker nahmen das fremde Weibchen an, 2 brachten es um.
- 7.) In 3 Versuchen wurden je 2 fremde Weibchen ohne Arbeiterinnen angesetzt. In allen 3 Fällen vertrugen sich die beiden Weibchen. Charakteristischerweise saßen in solchen Versuchen die Weibchen in engstem Kontakt an einer Stelle der Butterschale und pflegten auch gemeinsam die zugesetzten Larven.
- 8.) Zu 5 entweiselten Völkern wurde nach 48 Stunden je ein fremdes Weibchen gesetzt. Dieses wurde stets adoptiert.
- 9.) In 6 Nestern wurde das Weibchen gekäfigt und ein 2., fremdes Weibchen ebenfalls in einem Käfig zugesetzt. Die für Arbeiterinnen passierbaren Öffnungen der Käfige waren dabei einander zugekehrt und in etwa 5 mm Abstand gelegen. Die Brut wurde von den Arbeiterinnen zum Teil in die Käfige getragen, zum Teil zwischen den beiden Käfigen um die Zugangsöffnungen gelagert. Alle Weibchen blieben am Leben und wurden von Arbeiterinnen gepflegt. Auch als nach 14 Tagen die Käfige für die Weibchen geöffnet wurden, setzte keine Regulation ein.
- 10.) Zu 3 entweiselten Völkern wurden je 2 fremde Weibchen in Käfigen eingesetzt. Alle 6 blieben, auch nach Öffnen der Käfige nach 14 Tagen am Leben.
- 11.) In 50x50 cm großen Blechwannen wurden 3mal je 3 monogyne Völker angesetzt (in Glastuben je in einer Ecke der Arena, Futter wurde in der Mitte der Arena für alle Kolonien gemeinsam geboten.) Nach 11 Wochen waren noch alle Völker getrennt und zogen ihre Brut auf. Die Begegnungen der Arbeiterinnen in der Arena und beim Futter waren stets friedlich.
- 12.) In 4 Arenen wurden bei den o.a. Versuchen polygyn gewordene Völker angesetzt wie in (11).

Arena A: 3 Völker mit je 2 Weibchen zogen nach 1 Tag in eines der Neströhrchen um. Am nächsten Tag waren 5 Weibchen getötet, eines überlebte.

Arena B: 2 Völker mit je 2 Weibchen zogen nach 3 Tagen in ein Neströhrchen zusammen, die 4 Weibchen blieben noch 3 Monate (bis Versuchsende) im Nest am Leben.

- Arena C: Von 3 Völkern mit je 2 Weibchen zogen nach 2 Tagen 2 in ein Röhrchen, wobei ein Weibchen umgebracht wurde, 3 blieben am Leben. Nach 14 Tagen war auch das 3. Volk in die von den 2 Völkern besiedelte Tube gezogen, doch wurden dabei alle Weibchen bis auf eines getötet.
- Arena D: Von 4 Völkern mit je 2 Weibchen zogen nach 2 Tagen 3 zusammen; nach 5 Tagen ab Versuchsbeginn waren alle Arbeiterinnen und 7 Weibchen in einem Nest, 1 Weibchen war verstorben. Alle 7 Weibchen lebten bis Versuchsende 6 Wochen in diesem Nest.

In den Versuchen 12 A-D waren außer den mit Ameisen besetzten Glastuben, die offenbar gerne angenommen wurden, noch jeweils die gleiche Zahl leerer Röhrchen geboten, um den polygynen Völkern die Aufspaltung zu ermöglichen, was jedoch in keinem Fall beobachtet werden konnte.

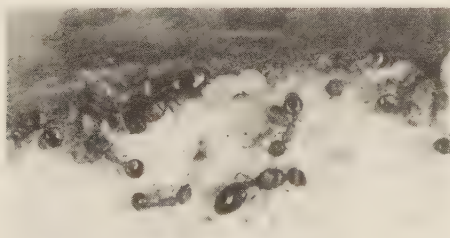


Abb. 7: Nest von *L. nylanderi*, das im Versuch polygyn wurde

Leptothorax nylanderi scheint nach den Versuchsergebnissen nicht über ein eigentliches Regulationsverhalten gegenüber A-Weibchen zu verfügen. Die Verschmelzungs- und Adoptionsversuche verlaufen ähnlich wie bei den fakultativ polygynen Arten. Wenn sich zwei

Königinnen im Nest direkt begegnen können, wird eine davon relativ oft ausgestoßen. Werden die Königinnen gekäfigt, so daß nur die Arbeiterinnen zu beiden Zutritt haben, erfolgt meist rasch eine "Gewöhnung" an beide. Vermutlich hat diese Art ein Abwehrverhalten gegenüber begatteten Jungweibchen, so daß hierdurch ein Übergang zur Polygynie im Freiland vermieden wird. Monogyne Völker zeigen im Gegensatz zu den im Versuch polygyn gewordenen keine Tendenz zur Verschmelzung, so daß auch auf diesem Weg normalerweise keine Polygynie erreicht werden dürfte. Die Besonderheiten dieser Art werden vor allem im Vergleich mit der folgenden deutlich.

d) Die obligatorisch monogyne *L. unifasciatus*

L. unifasciatus sollte als Beispiel für die stets monogynen Arten besonders intensiv bearbeitet werden. Das häufige Vorkommen im Untersuchungsgebiet erlaubte eine größere Zahl von Versuchen.

- 1.) Zu 4 entweiselten Völkern wurde nach 48 Stunden je ein fremdes Weibchen gegeben. Alle 4 Weibchen wurden sofort adoptiert.
- 2.) Zu 6 vollständigen Völkern wurde je ein fremdes Weibchen in nur für Arbeiterinnen zugänglichen Käfig gesetzt. Binnen 30 Tagen waren 4 der zugesetzten Weibchen im Käfig getötet worden. Nach Öffnen der Käfige wurden auch die beiden übrigen Weibchen nach 2 bzw. 3 Tagen umgebracht. In diesem Versuch wurden im Gegensatz zu dem entsprechenden bei *L. nylanderi* keine Larven in die Käfige zu den Fremdweibchen getragen, auch waren stets nur 1 oder 2 Arbeiterinnen bei dem fremden Weibchen. Die Ermordung im Käfig erfolgte durch 3 - 4 Arbeiterinnen.
- 3.) In 6 Nestern wurden je das eigene und ein fremdes Weibchen in je einen Käfig gesetzt. Die Anordnung war wieder so, daß die Öffnungen der Käfige einander gegenüberlagen. Binnen 12 Tagen wurde in 3 Nestern das fremde Weibchen getötet, in den anderen 3 Nestern fand es keine Beachtung, bis die Käfige geöffnet wurden. Dann wurde in den übrigen 3 Nestern ebenfalls je ein Weibchen umhergezerrt und binnen

3 - 4 Tagen getötet. Auch hier waren keine Larven zu den Fremdweibchen gebracht worden.

- 4.) Zu 3 entweiselten Völkern wurden nach 2 Tagen je 2 fremde Weibchen, jedes für sich in einem Käfig, gegeben. Am 4. Tag nach dem Einsetzen waren in 2 Nestern je ein Weibchen getötet. Nach 20 Tagen wurden die Weibchen im 3. Volk freigelassen, worauf hier ebenfalls ein Weibchen umgebracht wurde.
- 5.) Zu 3 vollständigen Völkern wurde je ein fremdes Weibchen frei eingesetzt. Am 7., 9. und 10. Tag war je Nest ein Weibchen tot.
- 6.) 3 Völker wurden entweiselt und nach 2 Tagen je 2 fremde Weibchen frei zugesetzt. Je Volk wurde ein Weibchen getötet (am 2., 3., 10. Tag), das 2. blieb bis Versuchsende (8 Wochen) am Leben.
- 7.) Je 2 vollständige Kolonien wurden in 4 Versuchen vermischt. Auch hier war nach 2, 5, 10, 30 Tagen je ein Weibchen tot. Die Arbeiterinnen vertrugen sich sofort.
- 8.) 4mal je 2 Weibchen wurden in einer Glastube ohne Arbeiterinnen und Brut angesetzt. Alle 4 Paare begannen sofort zu kämpfen. Am 2., 2., 4. und 6. Tag war je Tube ein Weibchen tot.
- 9.) In 3 Arenen von 50x50 cm wurden je 3 Völker angesetzt (Fütterung gemeinsam in der Mitte der Arena). Es erfolgten in der Arena Kämpfe unter den Arbeiterinnen, jedoch keine Verschmelzung. Nach 4 Wochen wurden in eine der Arenen 3 weitere Völker gebracht. Auch jetzt erfolgte keine Verschmelzung. Nach weiteren 4 Wochen wurden alle 6 Kolonien in eine 20x20 cm messende kleine Arena umgesetzt, wo sie ebenfalls binnen 6 Wochen nicht verschmolzen. Doch ging die Arbeiterzahl durch die dauernden Kämpfe bis auf einige Dutzend je Volk zurück. Die qq begegneten sich in diesen Versuchen nicht; sie blieben stets bei der Brut im Neströhrchen, obwohl der Zugang zur Arena auch für die Königinnen passierbar war.
- 10.) Zum Vergleich wurden zu 3 L. nylanderi-Völkern je 1 gekäfigtes unifasciatus-Weibchen gegeben; binnen 4 Tagen hatten die nylanderi-Arbeiterinnen alle unifasciatus-Weibchen getötet.

Umgekehrt wurden 3 gekäfigte nylanderi-Weibchen in unifasciatus-Nestern ebenfalls binnen 3 Tagen getötet.
- 11.) Je 2 koloniegründende unifasciatus-Weibchen wurden in 3 Versuchen zusammen in kleinen Glastuben (16 mm Ø, 80 mm lang) angesetzt. Bei 2 Versuchen wurde je ein Weibchen getötet, als aus der gemeinsam gepflegten Brut die erste Larve ins Vor-

puppenstadium übergang, im 3. Versuch waren die ersten beiden Arbeiterinnenpuppen vorhanden, als die beiden Weibchen zu kämpfen begannen.

Bei *L. unifasciatus* gelang es also außer während der ersten Zeit der Koloniegründung niemals, mehr als ein begattetes, legendes Weibchen in eine Kolonie zu bringen. Im Gegensatz zu *L. nylanderi* bekämpften sich auch 2 Königinnen außerhalb ihrer Kolonien, bis eine getötet war. Gekäfigte Weibchen im fremden Nest wurden sofort bekämpft oder solange nicht beachtet, bis sie freigesetzt wurden, und dann getötet.

Ähnlich wie *L. unifasciatus* verhält sich in Verschmelzungsexperimenten auch *L. nigriceps* ^M (mdl. Mitteil. GÖSSWALD). Auch die übrigen im Freiland stets monogyn angetroffenen Arten dürften ihre Monogynie in ähnlicher Weise aufrechterhalten.

Die Befunde bei den verschiedenen *Leptothorax*-arten lassen vermuten, daß die Monogynie, die auf so verschiedene Weise erreicht und gesichert wird, für die betreffenden Arten eine gewisse Bedeutung hat. Der Einfluß der Mono- oder Polygynie kann wohl am besten bei den Arten untersucht werden, die sowohl in mono- als auch in polygynen Völkern vorkommen. Eine Vermehrung der Anzahl von legenden Weibchen könnte gegenüber monogynen Völkern aufgrund vermehrter Eiablage eine größere Brutmenge und schließlich eine größere Zahl von Arbeiterinnen und jungen Geschlechtern in polygynen Kolonien zur Folge haben. So wurde zunächst der Einfluß der Polygynie auf die Arbeiterinnenzahl in Nestern aus dem Freiland untersucht.

III. AUSWIRKUNGEN VON MONO- UND POLYGYNIE AUF DIE ARBEITERINNENZAHLE DER KOLONIEN

Als Vergleichsbasis dienten im Winter vollständig eingesammelte Kolonien, deren Weibchen sofort sämtlich präpariert wurden. In die Gruppe der polygynen Völker kamen nur solche mit mehreren A-Weibchen; Ab-Nester können in ihrer Arbeiterzahl naturgemäß noch nicht den Verhältnissen bei schon längere Zeit polygynen Kolonien entsprechen. Die Beurteilung der durchschnittlichen Koloniegrößen gestaltet sich etwas schwierig, da bei den monogynen Kolonien jüngere mit nur wenigen Arbeiterinnen in größerem Prozentsatz vorkommen als bei polygynen, wo nur im Falle der seltenen primären Pleometrose (gemeinsame Koloniegründung durch 2 oder mehr Weibchen) schon kleine Völker mehr als ein Weibchen enthalten. Die 3 fakultativ polygynen Arten *L. acervorum*, *L. muscorum* und *L. tuberum* wurden hier untersucht.

a) *L. acervorum*

Im Untersuchungsgebiet sind die Kolonien von *L. acervorum* unabhängig von ihrer Weibchenzahl ziemlich gleich groß. Zahlenbelege wurden durch Auszählen der Nester aus zwei Populationen gewonnen. Die bei *L. acervorum* häufigen pseudopolygynen Völker wurden vergleichsweise ebenfalls berücksichtigt (Tab. XI).

Tab. XI		L. acervorum. Vergleich der durchschnittlichen, minimalen und maximalen beobachteten Zahlen von ♀♀ und ♂♂ in monogynen, polygynen und pseudopolygynen Kolonien					
♀ -Kombin.	n	♂ -zahl	min.	max.	♀ -zahl	min.	max.
A	64	88,2	7	258	1	-	-
AA	50	140,9	20	407	4,6	2	17
Acđ	59	150,1	20	417	5,6	2	22

Die in Tab. XI dargestellten Zahlenverhältnisse sind infolge der extrem großen Streuung nicht gut statistisch zu sichern. Daher wurden aus jeder der 3 Gruppen unter beliebig herausgegriffenen 50 Völkern die 20 mit der größten Zahl von Arbeiterinnen ausgewählt und verglichen (Tab. XII).

Tab. XII		L. acervorum. Durchschnittliche ♀♀ - und ♂♂ -Zahl in den 20 größten von je Gruppe 50 Völkern und Umrechnung auf die durchschnittliche ♂♂ -Zahl pro A- ♀ .			
♀ -Kombin.	n	♂ -Zahl	♀ - Zahl	$\text{♂♂}/1$	A- ♀
A	20	141,4	1	141,4	
AA	20	217,1	3,75	57,9	
Acđ	20	232,1	5,1	232,1	

Die zweite Population aus der Umgebung von Würzburg (Rotenbauer) wies ganz ähnliche Zahlenverhältnisse auf. 95 monogyne Völker enthielten im Durchschnitt 94,7 Arbeiterinnen, 69 polygyne 147,1 Arbeiterinnen und 4,3 Weibchen. Die pseudopolygynen Kolonien wurden in dieser Population nicht ausgezählt. Polygyne Nester waren damit im Durchschnitt um den Faktor 1,55 größer als monogyne ($P < 0,0002$), beherbergten jedoch 4,3 mal so viele legende Weibchen.

Polygyne Völker von *L. acervorum* sind also im Durchschnitt größer als monogyne, jedoch nicht in der Anzahl der Weibchen entsprechenden Ausmaß⁺⁾ . Gegenüber monogynen resultiert in polygynen Kolonien ein sehr viel schlechteres Verhältnis zwischen Weibchen- und Arbeiterinnenzahl. Schließlich sind pseudopolygyne Kolonien noch volkreicher als polygyne, was deutlich gegen eine Vermehrung der Arbeiterinnenzahl parallel zur Zahl der legenden Weibchen spricht.

Ein Ausschnitt aus der ursprünglichen Zählliste (Tab. XIII) zeigt, daß eine direkte Abhängigkeit der Zahl der Arbeiterinnen von der Zahl der legenden Weibchen nicht feststellbar ist.

+) Aus gebirgigen Gegenden sind von *L. acervorum* stark polygyne und recht große Kolonien bekannt (mdl. Mitteilung KÜTTER, GÖSSWALD). Sie enthalten nach BERNARD (1946) bis über 500 ♀♀, nach eigenen Beobachtungen in den Alpen und den Pyrenäen auch 1000-2000 ♀♀, dazu jedoch bis etwa 150 Königinnen.

Tab. XIII <i>L. acervorum</i> . Ausschnitt aus der ursprünglichen Zählliste der Population aus dem Nürnberger Reichswald					
monogyn		polygyn		pseudopolygyn	
♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂
1	19	4	205	6	169
1	56	3	162	17	201
1	65	4	100	2	80
1	258	3	210	17	119
1	75	3	109	4	107
1	93	6	218	8	106
1	71	10	129	4	90
1	61	3	81	3	92
1	100	2	102	3	211
1	117	4	342	8	89
1	55	17	407	6	106
1	70	2	142	3	169

Der Zeitpunkt des Übergangs zur Polygynie ist für die einzelnen Kolonien nicht bekannt und im polygyn gewordenen Volk ist eine gewisse Zeitspanne notwendig, bis die Arbeiterinnenzahl der Zahl der Weibchen entsprechen kann. Dennoch müßten wenigstens einige polygyne Kolonien ein der Zahl ihrer Weibchen entsprechendes Mehrfaches der bei monogynen Völkern üblichen Zahl von Arbeiterinnen aufweisen. Nirgends fanden sich jedoch solche Kolonien. So muß geschlossen werden, daß polygyne Völker nicht die ihrer Königinnenzahl entsprechende Größe erreichen.

b) *L. muscorum*

Durchaus ähnliche Verhältnisse wie bei *L. acervorum* finden sich bei *L. muscorum*. In Tab. XIV sind zwei Populationen aus dem Nürnberger Reichswald und aus der Umgebung von Würzburg einander gegenübergestellt.

Tab. XIV <i>L. muscorum</i> . Vergleich der durchschnittlichen ♀♀- und ♂♂-Zahl in monogynen und polygynen Kolonien aus zwei Populationen						
Würzburg			Nürnberg.Reichswald			
♀-Komb.	n	♂♂/Volk	♀♀/Volk	n	♂♂/Volk	♀♀/Volk
A	30	69,3	1	24	56,7	1
AA(bcd)	30	87,2	4,4	36	106,5	4,1 A-♀♀
Acd	--			20	115,5	1A-;5,6 cd-♀♀

Bei den polygynen Kolonien wurden auch solche mit b-, c- und d-Weibchen verwendet, da Völker mit ausschließlich mehreren legenden Weibchen bei dieser Art nicht häufig sind (vgl. Tab. VII). Auch bei dieser Art sind polygyne Kolonien im Durchschnitt volkreicher als monogyne, doch keinesfalls im Verhältnis zur Anzahl ihrer legenden Weibchen.

c) *L. tuberum*

Für die Untergattung *Leptothorax* wurde *L. tuberum* als Beispiel untersucht. Die Befunde zeigt Tab. XV.

Tab. XV L. tuberum. ♀♀- und ♂♂-Zahl mono- und polygyner Kolonien							
♀-Komb.	N	♂♂/Volk	min.	max.	♀♀/Volk	min.	max.
A	9	87	14	221	1	-	-
AA	13	163	37	364	4,1	2	13

Auch bei *L. tuberum* sind polygyne Kolonien im Durchschnitt volkreicher als monogyne, aber ebenso wie bei den vorhergehenden Arten keinesfalls im der Zahl der legenden Weibchen entsprechenden Umfang. Einige Nestzusammensetzungen mögen zeigen, daß auch hier kein Zusammenhang zwischen der Arbeiterzahl und der Zahl der Königinnen besteht (Tab. XVI).

Tab. XVI Zusammensetzung einiger polygyner Kolonien L. tuberum		
Zahl der	♀♀	♂♂
3		45
2		37
5		68
2		340
13		364

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß Polygynie eine nur geringe Steigerung der durchschnittlichen Koloniegröße bewirkt. Der

Vergleich polygyner mit pseudopolygyner Völkern lehrt, daß gleiche Koloniegößen auch mit nur einem legenden Weibchen erreicht werden können. Die Zahl der ♂♂ pro ♀, die für die Ernährung des Weibchens und für die Aufzucht seiner Brut Bedeutung hat, ist in mono- und pseudopolygyner Kolonien im Mittel 3 - 4 mal so groß wie in polygyner. Dieser Befund führt zu der Frage, welche Unterschiede in der Brutaufzucht im mono- und polygyner Kolonien festgestellt werden können.

IV. AUSWIRKUNGEN VON MONO- UND POLYGYNIE AUF DIE BRUTAUFGUCHT BEI L. ACERVORUM

Für die hier durchzuführenden Versuche zur Brutaufzucht wurde *L. acervorum* herangezogen, weil von dieser Art monogyne, polygyne und pseudopolygyne Kolonien in den natürlichen Populationen nahezu gleich häufig sind (Tab. IV). Zunächst wurde versucht, durch Analyse von Proben, die zur Schwarmzeit eingesammelt wurden, die Verhältnisse im Freiland zu klären.

a) Geschlechtstierproduktion in Freilandnestern

Am 10.8.1965 wurden aus einer Population im Nürnberger Reichswald insgesamt 43 Nester von *L. acervorum* möglichst quantitativ eingesammelt. Sämtliche in den Kolonien vorhandenen entflügelter Weibchen wurden präpariert, die geflügelten Männchen und Weibchen sowie Männchen- und Weibchenpuppen ausgezählt und die Zahl der Arbeiterinnen geschätzt. In Tab. XVII sind die Ergebnisse aufgeführt. 14 monogyne und 4 polygyne Kolonien waren wohl zu klein

um Geschlechtstiere zu produzieren (unter 40 Arbeiterinnen), weitere 6 waren pseudopolygyn oder enthielten mehrere A- und c-Weibchen. Sie wurden, auch wegen ihrer geringen Zahl, hier nicht verwendet.

Tab. XVII L. acervorum. Zusammensetzung der mono- und polygynen Kolonien einer Population im Sommer. Produktion von geflügelten Geschlechtstieren + ihren Puppen. Wo ♂♂-Puppen angetroffen wurden, ist dies mit + eingetragen				
♀-Komb.	♂-Zahl	♂-	♀-	♂-Produktion
A	ca. 50	38	11	+
A	60	37	7	+
A	60	43	4	+
A	90	22	6	+
A	40	10	3	+
A	90	12	93	+
A	100	-	54	+
A	110	2	3	+
A	150	3	36	+
A	190	5	18	+
10 A-♀♀	940	172	235	+
1	94	17, 2	23, 5	+ pro Nest
2A	50	7	-	+
4A	50	13	1	+
11A	120	-	2	+
2A	70	10	-	+
2A	50	5	-	+
3A	50	3	-	+
2A2b	150	29	-	+
2A	150	1	4	+
3A	130	16	-	+
31A2b	820	84	7	+
3, 4	91	9, 3	0, 8	+ pro Nest

In dieser als Beispiel gewählten Probe zeigt sich deutlich, daß die wirklich großen Produktionszahlen für Geschlechtstiere, vor allem für Weibchen, nur in monogynen Völkern erreicht werden. Eine Reihe von anderen Proben bestätigte diesen Befund. Pseudopolygyne Kolonien enthielten ähnlich große Zahlen von jungen Geschlechtstieren.

Die Schätzung der Brutproduktion nach solchen Freilandfunden schließt jedoch eine Reihe von Fehlerquellen nicht aus: Die Arbeiterinnenzahl kann nicht genau ermittelt werden, da ein Teil stets auf Nahrungssuche ausgelaufen ist, die Arbeiterinnenproduktion ist nicht zu erfassen, da sie über längere Zeit hinweg läuft. Ferner können junge Geschlechtstiere zum Teil schon abgeschwärmt (in einem Nest waren b-Weibchen!), alte Weibchen inzwischen gestorben sein. Schließlich könnten die Geschlechtstiere in mono- und polygynen Kolonien zu verschiedenen Zeiten schlüpfen und abschwärmen. Um alle diese Faktoren auszuschalten, mußten die Kolonien ihre Brut im Labor aufziehen. Hierzu war zunächst der Verlauf der Brutaufzucht im Freiland zu klären.

b) Verlauf der Brutaufzucht

Die *Leptothorax*arten überwintern mit Larven (FOREL 1920, DONISTHORPE 1927, EIDMANN 1942), der Schwarmzeitpunkt liegt bei den einzelnen Arten im Sommer, jeweils etwas verschieden (vgl. DONISTHORPE 1927, GÖSSWALD 1932, STITZ 1939). Wie die Entwicklung der Brut bis zum Schlüpfen der Imagines verläuft, war bisher nicht bekannt. So wurden im Jahresablauf zunächst regelmäßige Nester im Freiland untersucht und die vorhandenen Brutstadien registriert.

Im Freiland

Während der Wintermonate November mit März finden sich in den *Leptothorax*nestern nur Larven. Anhand der Kopfkapselgröße und

der Mandibeln lassen sich zu dieser Zeit 2 Larvenstadien unterscheiden. Die Larven sind während der Überwinterung stark geschrumpft und weisen kräftige seitliche Längswülste auf. Etwa Anfang April beginnt die Anfütterung dieser Winterlarven, Mitte bis Ende des Monats gehen die ersten davon ins Vorpuppenstadium über. Gleichzeitig beginnen die Weibchen in den Nestern mit der Eiablage, die bis etwa Mitte September fortgesetzt wird.

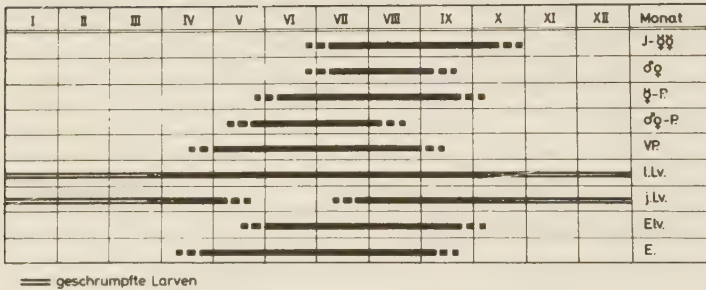


Abb. 8: Das Auftreten der verschiedenen Entwicklungsstadien von *L. acervorum* in Freilandnestern im Jahresablauf. E.: Eier; Elv.: Eilärchen; j.Lv.: jüngere Larven (ein oder zwei Stadien); l.Lv.: letztes Larvenstadium; VP.: Vorpuppen; ♂♂-P: Puppen von Männchen und Weibchen; ♀-P: Puppen von Arbeiterinnen; ♂♂+: geflügelte Geschlechtstiere; J-♀♀: Jungarbeiterinnen. Erstes und letztes Auftreten der einzelnen Stadien variieren bei verschiedenen Nestern und in verschiedenen Jahren in den angegebenen Grenzen

Etwa Mitte Mai findet man in den Nestern die ersten Puppen und zwar von Männchen, Weibchen und Arbeiterinnen, wobei in vielen Nestern die ersten Arbeiterinnenpuppen einige Tage nach den ersten Geschlechtstierpuppen auftauchen. Während die jetzt vorhandenen Puppen aus den überwinterten großen Larven des letzten Stadiums hervorgegangen sind, häuten sich die kleineren Winterlarven zum letzten Stadium. Gegen Ende Juni schlüpfen die ersten Geschlechtstiere, doch findet man sie noch bis Mitte September in den Nestern, wenn keine Gelegenheit zum Schwarm war. Mitte Oktober schlüpfen die letzten Arbeiterinnen und die nun noch vorhandenen Larven beginnen zu schrumpfen. Abb. 8 zeigt das Auftreten der verschiedenen Entwicklungsstadien im Laufe des Jahres.

Aus den Freilandbefunden geht hervor, daß sich in der kalten Jahreszeit während 5 - 6 Monaten äußerlich nichts ändert. In den Sommermonaten jedoch schlüpfen über längere Zeit hinweg laufend junge Geschlechtstiere und Arbeiterinnen. Da die Geschlechtstiere wohl auch successive abschwärmen können und die Arbeiterinnen nach wenigen Tagen ausgefärbt und nicht mehr von den alten Arbeiterinnen zu unterscheiden sind, war es notwendig, die Brutaufzucht im Labor zu verfolgen, um die Zahl der jährlich aufgezogenen Tiere feststellen zu können.

Im Laboratorium

Während der Winterruhe ins Labor gebrachte Völker von *L. acervorum* beginnen sofort mit der Anfütterung ihrer Larven. Bei Temperaturen von 18 - 22°C ist die Anfütterung nach 4 - 5 Tagen erfolgt, am 7. - 8. Tag erscheinen die ersten Vorpuppen, nach weiteren 5 - 6 Tagen die ersten Puppen und binnen 20 Tagen schlüpfen die Imagines. Die letzten Puppen schlüpfen unter diesen Bedingungen nach etwa 3 - 4 Monaten. Hiernach liegen große und kleinere Larven (2 Stadien) in prallem Zustand in den Nestern ohne sich zur Vorpuppe weiterzuentwickeln. Nach weiteren ca. 8 Wochen unter Laborbedingungen sterben

diese Larven allmählich ab.

Im Thermostaten bei einer Dauertemperatur von 30 - 35°C läuft die Aufzucht der aus dem Freiland eingebrachten Brut durchaus ähnlich ab. Die Aufzuchtzeiten verkürzen sich und das Ende der Verpuppungszeit ist nach ca. 40 Tagen schon erreicht. Allerdings sterben unter dauernd hoher Temperatur fast 50 % der Larven schon vor Erreichen des Vorpuppenstadiums.

Im Thermostaten mit Temperaturwechsel zwischen 20 und 32°C wurden die besten Aufzuchtergebnisse erzielt. Die Larvensterblichkeit ist hier sehr gering und die Brutaufzucht findet in relativ kurzer Zeit statt. Die ersten Vorpuppen erscheinen am 4. Tag, die ersten Puppen am 7. - 8. Tag, die ersten Imagines am 14. - 15. Tag. Das Ende der Verpuppung wird nach ca. 40 - 50 Tagen erreicht.

Nach dieser ersten Brutaufzucht im Thermostaten wurden 20 Nester im Februar (erste Aufzucht Dezember/Januar) auf dem Institutsbalkon unter Freilandbedingungen erneut vernalisiert. Nach wenigen Tagen waren die Larven geschrumpft. Nach 4 Wochen Aufenthalt unter Winterbedingungen wurden die Kolonien wieder in den Thermostaten mit Temperaturwechsel gebracht und zogen weitere Brut zu Geschlechtstieren und Arbeiterinnen auf. Nach einer weiteren Vernalisation durch mehrfachen Wechsel zwischen Labortemperatur und Kühlschrank konnte in einer Reihe von Nestern sogar eine dritte Brutfolge von Geschlechtstieren erhalten werden, doch waren die Völker während dieser Brutaufzuchten zahlenmäßig nicht größer geworden, so daß auch die Zahl der aufgezogenen Jungtiere immer geringer wurde. Wahrscheinlich ist dies auf hohe Arbeiterinnenverluste durch Ertrinken im Honig, Verschmutzung am Paraffinfilm, zum Teil auch Verpilzung und Milbenbefall in den Nestern zurückzuführen.

Der wichtigste Vorgang während der Überwinterung ist also die Vernalisation, die den Larven die weitere Entwicklung ermöglicht.

Nach Aufzuchtversuchen mit 6 Ende Oktober eingebrachten Kolonien, die Männchen, Weibchen und Arbeiterinnen in normalen Zahlen verhältnissen produzierten ist die Vernalisation im Freiland schon zu diesem Zeitpunkt abgeschlossen. Aufzuchten von Kolonien, die von November bis einschließlich März aus dem Freiland entnommen wurden, sind somit vergleichbar. Bei Laborhaltung bis zum Ende der Verpuppungsphase kann damit gerechnet werden, daß die gesamte Aufzucht von Weibchen, Männchen und Arbeiterinnen erfaßt wird, die normalerweise im folgenden Sommer im Freiland erfolgt wäre.

Für die Aufzuchtversuche war es zweckmäßig, vor Beginn die in den Kolonien vorhandene Weibchenkombination durch Präparation festzustellen, da nach dem Versuch d-Weibchen zu c-♀♀ und b-♀♀ zu A-♀♀ geworden sind. Im Vorversuch zogen 10 vor Beginn der Brutaufzucht entweiselte Kolonien annähernd die gleiche Zahl von Geschlechtern und Arbeiterinnen pro Nest auf wie 20 weiselrichtige Völker. Die Anwesenheit der Weibchen scheint also auf die Entwicklung der überwinterten, großen Larven zu Puppen keinen Einfluß mehr zu haben.

c) Unterschiede in der Brutaufzuchtrate monogynen, polygynen und pseudopolygynen Kolonien von *L. acervorum*

Zur Klärung der Frage, wie weit die jährlich aufgezogene Brutmenge von der Mono- bzw. Polygynie der Kolonien beeinflusst wird, wurden insgesamt 101 überwinterte Völker aus verschiedenen Biotopen und in verschiedenen Jahren zur Aufzucht ihrer Brut im Thermostaten angesetzt. Da praktisch sämtliche Puppen zur Imaginalreife kommen, konnten schon diese zur Beurteilung der Aufzuchtrate herangezogen werden. Sie wurden in Abständen von 4 Tagen abgesammelt und ausgezählt.

Die Tabellen XVIII und XIX geben Aufschluß über die Zusammensetzung der verwendeten Kolonien und über die insgesamt in den einzelnen Gruppen aufgezogenen Brutmengen. Diese Darstellungen sollen nur einen Eindruck von den Größenordnungen vermitteln. Die Verteilung der Puppen der verschiedenen Kasten auf verschieden große Völker und auf Kolonien mit verschiedener Weibchenkombination wird in der folgenden Tabellen XX und in Abb. 9 näher aufgeschlüsselt.

Tab. XVIII L.acervorum. Anzahl der zu den Brutaufzuchtversuchen verwendeten Kolonien; Anzahl von ♀♀ und ♂♂ in den Völkern				
Gesamtzahl Nester		darin begatt. ♀♀	unbeg. ♀♀	♂♂ /Nest
A	38	38	-	6356 (167)
AA	25	149	-	4112 (164)
Acd	35	35	224	6935 (198)
AAcd	3	33	4	542 (181)
	101	255	228	17945 (177,6)

Tab. XIX L.acervorum. Gesamtergebnis der Brutaufzucht in den Kolonien mit verschiedener ♀♀- Kombination. In () Aufzuchtergebnis pro Volk			
	♂♂-	♀♀-	♂♂-Puppen
A	708 (18,6)	376 (9,9)	2234 (58,7)
AA	150 (6)	74 (2,9)	1106 (44,2)
Acd	800 (22,8)	835 (23,8)	1650 (47,1)
AAcd	29 (9,6)	8 (2,6)	203 (68)

Tab. XX L.acervorum. Brutaufzuchtergebnisse umgerechnet auf die Anzahl von ♂♂-, ♀♀- und ♂♂-Puppen, die pro entflügeltem ♀ bzw. pro A-♀ erzeugt

	Puppen/ entfl. ♀ gesamt	Puppen/ A-♀	Puppen/ entfl. ♀			Puppen/ A-♀		
			♂♂	♀♀	♂♂	♂♂	♀♀	♂♂
A	87,3	87,3	18,6	9,9	58,7	18,6	9,9	58,7
AA	8,9	8,9	1	0,5	7,5	1	0,5	7,5
Acd	12,6	93,8	3,1	3,2	6,3	22,2	23,2	45,8
AAcd	6,6	7,5	0,8	0,2	5,6	0,9	0,2	6,3

Aus den Tabellen XIX und XX läßt sich erkennen, daß die Aufzucht von Jungweibchen und -Männchen vorwiegend in den Kolonien erfolgt, die nur ein begattetes, legendes Weibchen besitzen. Die Arbeiterinnen-nachzucht scheint dagegen relativ unabhängig von der Weibchenkombination in allen Nestern ziemlich gleich hoch zu sein. Im Diagramm Abb. 9 wurden die Brutaufzuchtergebnisse nach Koloniegrößenklassen aufgeteilt dargestellt, die Gruppe AAcd wurde dabei weggelassen, da solche Kolonien im Freiland nur selten zu finden waren.

In dieses Diagramm sind die Aufzuchtergebnisse von 95 Kolonien aus den Wintern 1964/65 und 1965/66 aus verschiedenen Biotopen eingetragen. Da alle Kolonien aus Freilandpopulationen entnommen sind und praktisch unbegrenzte Kombinationsmöglichkeiten von Arbeiterinnenzahl, Weibchenzahl und Weibchenkombination auch im Freiland vorkommen, wurde als Auswahlprinzip nur die Koloniegröße nach Arbeiterinnenzahl und die Weibchenkombinationen A, AA

und Acd berücksichtigt. AA-Völker können dabei 2 - 12 A-Weibchen, Acd-Völker stets ein A-Weibchen und verschiedene Zahlen von c- und d-♀♀ oder nur c-♀♀ enthalten. Es war naturgemäß nicht möglich, gleichgroße Völker mit gleichvielen Weibchen eines jeden Typs in entsprechender Zahl aufzufinden.

Zwei Hauptaufzuchtversuche mit 31 Kolonien, die im März 1965 aus dem Nürnberger Reichswald eingebracht wurden, und mit 33 Kolonien im März 1966 zeigten eindeutig, daß die gesamte Brutaufzucht im Jahre 1966 wesentlich geringer ausfiel als 1965. Vermutlich war dies eine Folge des naßkalten Sommers 1965, in dem ja die Larven für die Aufzucht 1966 heranwuchsen. Der Vergleich der beiden Aufzuchten machte deutlich, daß in beiden Jahren der Großteil der Weibchen und auch Männchen von den monogynen und den pseudopolygynen Kolonien geliefert wurde, also den Völkern, die nur je ein legendes Weibchen besitzen.

Für die populationsdynamisch besonders wichtige Produktion von Jungweibchen wurden aus jeder der 3 Gruppen (A, AA, Acd) die 10 Kolonien mit der größten Weibchenaufzucht ausgewählt und in Tab. XXI gegenübergestellt.

Tab. XXI L.acervorum. Vergleich der Weibchenaufzucht in den je 10 monogynen, polygynen und pseudopolygynen Kolonien mit der größten Produktion von Jungweibchen			
A	AA	Acd	
170	184	239	durchschn. ♂-Zahl
30	7	59	♀ -Puppen/Nest
0,006	<0,0027	P	
A/Acd:0,05			

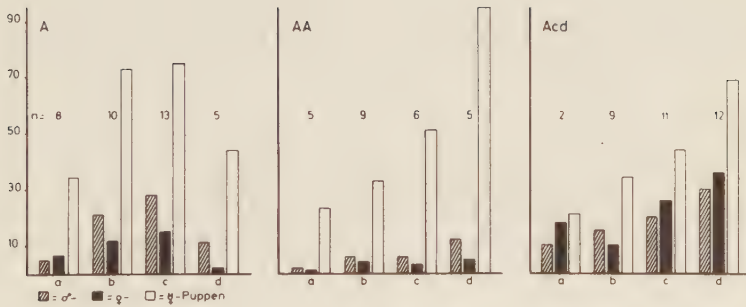


Abb. 9 Aufzuchtergebnisse von 95 Völkern von *L. acervorum*

- A: Völker mit nur einem legenden Weibchen
 AA: Völker mit 2-12 legenden Weibchen
 Acd: Völker mit einem legenden und einem oder mehreren c- und d-Weibchen
 N: Zahl der verwendeten Kolonien in jeder Gruppe
 a: Kolonien der Größenklasse 80-120 Arbeiterinnen
 b: 121-160 Arbeiterinnen
 c: 161-220 Arbeiterinnen
 d: mehr als 220 Arbeiterinnen

Die durchschnittlich pro Volk aufgezogene Anzahl von Männchen-, Weibchen- und Arbeiterinnenpuppen ist eingetragen.

Die Schwankungen in der Aufzuchttrate sind also so groß, daß die statistische Absicherung (t-Test, PÄTAU 1943) selbst bei dieser Auswahl nicht sehr gut gelingt. Doch läßt sich auf jeden Fall sicher sagen, daß polygyne Kolonien nicht mehr Jungweibchen und Männchen hervorbringen als solche mit nur einem reproduktiven Weibchen.

Um den Einfluß des Verhältnisses σ / φ - Zahl zu beleuchten, sollen einige Völker mit einem Weibchen mit solchen mit 2 A- $\varphi\varphi$ und möglichst doppelter Arbeiterinnenzahl verglichen werden (Tab. XXII).

Tab. XXII L.acervorum. Vergleich der Brutaufzucht von 4 monogynen Kolonien und 4 polygynen mit je 2 $\varphi\varphi$ und möglichst doppelter $\sigma\sigma$ -Zahl								
A:	$\sigma\sigma$	σ -	φ -	φ -P	AA: $\sigma\sigma$	σ -	φ -	φ -P
	71	2	10	48	160	13	2	35
	105	-	34	87	210	7	1	11
	99	-	9	19	180	-	-	29
	111	11	-	5	147	2	12	58
gesamt	386	13	53	159	697	22	15	133
pro Nest	(96,5)	3,2	10,7	39,7	(174,5)	5,3	3,7	33,2

Diese Gegenüberstellung zeigt, daß polygyne Kolonien von fast doppelter Größe wie monogyne nur etwa gleichviele Männchen und Arbeiterinnen und sogar entschieden weniger Weibchen hervorbringen als monogyne. Auch diese Tabelle beweist, trotz der großen Streuung, daß polygyne Kolonien eher weniger produktiv sind als monogyne, auf keinen Fall aber mehr Brut aufbringen als diese.

Zur Demonstration der großen Unterschiede von Kolonie zu Kolonie soll hier ein Teil der Originalliste der Brutaufzuchten dienen (Tab. XXIII).

Tab. XXIII L.acervorum. Ausschnitt aus der Originalliste der Brutaufzuchtergebnisse						
Nest Nr.	♀ - Kombin.	♂-Zahl	♂-	♀-	♂-Puppen	Jahr
1176	A	152	20	2	44	1964/65
1189	A	183	12	14	81	
1191	A	206	94	78	109	
1196	A	232	83	13	157	
1030	5A	122	25	6	35	
1039	2A	160	13	2	35	
1235	Ac	202	38	80	100	
1305	A3c	203	11	48	112	
2148	A	133	23	14	80	1965/66
2265	A	141	37	-	34	
2299	A	189	10	2	16	
2133	3A	98	-	-	23	
2089	3A	210	9	2	79	
2251	2A	151	1	-	33	
2140	A4cd	106	10	22	35	
2246	A2c4d	90	10	15	9	
2222	A4c14d	150	6	14	13	

Zusammenfassend läßt sich aus den Brutaufzuchtversuchen ableiten, daß der Übergang einer Kolonie zur Polygynie eine beträchtliche Verringerung der Brutaufzucht zur Folge hat. Diese verringerte Brutaufzucht ist vermutlich die Ursache dafür, daß polygyne Kolonien keine größere Arbeiterinnenzahl erreichen als monogyne. Pseudopolygyne Völker weisen hingegen oft eine sogar gegenüber monogynen noch erhöhte Brut-, vor allem Weibchenproduktion auf. Die hier im Einzelfall beteiligten Regulationsvorgänge bedürfen einer gesonderten Untersuchung.

F. BESPRECHUNG DER ERGEBNISSE

Die Aufgabe der vorliegenden Arbeit war es, das Vorkommen echter Polygynie und Monogynie nicht nur bei verschiedenen Arten der Gattung *Leptothorax*, sondern auch innerhalb ein- und derselben Art zu untersuchen. Die Ergebnisse legen eine Untergliederung der Mono- und Polygynie nach funktionellen Gesichtspunkten nahe. Sie zeigen ferner Auswirkungen der Mono- und Polygynie auf die Koloniegroße und die Brutaufzuchtrate, so daß eine nähere Besprechung der Befunde im Rahmen der Biologie der untersuchten Arten erforderlich ist.

I. MONOGYNIE

Als monogyn werden in der Literatur bisher allgemein Völker, die nur ein legendes Weibchen enthalten, und Arten, von denen in der Regel nur monogyne Völker gefunden wurden, bezeichnet. Monogyne Völker entstehen z.B. aus Koloniegründungen durch ein begattetes Weibchen oder nach gemeinsamer Koloniegründung durch mehrere Weibchen durch spätere Regulation der Weibchenzahl auf 1, wie etwa bei *Lasius flavus* FABR. und *L. niger* L. (WASMANN 1910, WALOFF 1957).

Wie später ausgeführt wird, kann ein monogynes Volk auf verschiedene Weise polygyn werden, wenn dies nicht durch bestimmte Verhaltensweisen verhindert wird. Mechanismen, die den Übergang zur Polygynie verhindern, wurden bisher nur bei wenigen Arten beschrieben und noch seltener experimentell untersucht. Insbesondere wurde bei den in großer Zahl durchgeführten Versuchen früherer Autoren kaum auf den physiologischen Zustand der Weibchen geachtet. WASMANN (1910) beobachtete beispielsweise die Verschmelzung

zweier monogynen *Formica fusca* L. -Kolonien. (Diese Art findet sich häufig auch polygyn!) Nach "vorübergehender Pleometrose" töteten die Arbeiterinnen eine der Königinnen. In gleicher Weise regulierten *Leptothorax tuberum* FABR. var. *tubero-affinis* FOREL (STÄGER 1937) und *Sphaerocrema striatula* EMERY (SOULIÉ, 1964, SOULIÉ & DAN DICKO, 1966) nach Verschmelzung monogynen Völker die Zahl der Weibchen auf 1. Nur im letztgenannten Fall waren die verwendeten Weibchen sicher begattet und legend, denn sie hatten im Labor die Kolonien gegründet, die dann zu den Versuchen angesetzt wurden.

Eine andere Möglichkeit des Übergangs zur Polygynie besteht in der Aufnahme junger, frisch begatteter Weibchen des eigenen oder eines fremden Volkes in die monogyne Kolonie (sekundäre Pleometrose nach WASMANN 1910). Die Abwehr solcher Jungweibchen beschreibt GÖSSWALD (1941a) als Grundlage für die Monogynie der Großen Roten Waldameise *Formica rufa* L. Die Jungweibchen dieser Art haben allerdings gegenüber der polygynen *F. polycтена* auch mehr das Bestreben, vor der Kopula das Mutternest zu verlassen, so daß sie kaum im Nest oder in unmittelbarer Nestnähe begattet werden.

In höchst spezialisierter Weise erhalten Heeresameisen der Gattung *Eciton* die Monogynie: Nach Aufzucht nur weniger Weibchen, von denen nur eines begattet wird, teilt sich das Volk auf. Ein Teil zieht mit der alten Königin, der andere mit der jungen davon (SCHNEIRLA 1956). Dieser Mechanismus kann schon mit den Verhältnissen bei der Honigbiene verglichen werden, die BRIAN (1965) treffend als "controlled pleometrosis" bezeichnet.

Bei nur sehr wenigen Arten, die als monogyn bezeichnet werden, liegen bisher derart genaue Beobachtungen oder experimentelle Untersuchungen vor, daß ein Vergleich mit den hier erzielten Ergebnissen möglich ist. Denn nur durch gezielte Versuche kann entschieden werden, ob eine Art nur zufällig häufig in monogynen Kolonien ge-

funden wird, oder ob bestimmte Verhaltensweisen den Übergang zur Polygynie wirksam verhindern.

Unter den einheimischen Arten der Gattung *Leptothorax* ließen sich im Verlauf der vorliegenden Arbeit 3 Typen der Aufrechterhaltung der Monogynie unterscheiden.

a) Weibchen der obligatorisch monogynen *L. unifasciatus* gesellen sich zwar zur Koloniegründung noch zusammen und pflegen ihre Brut gemeinsam bis zur Verpuppung der ersten Larven. Dann aber beginnen diese Weibchen miteinander zu kämpfen, bis nur noch eines bei der Brut übrigbleibt. In ganz ähnlicher Weise erwacht auch bei *Camponotus ligniperda* LATR., *Lasius niger* L. und *L. flavus* FABR., die gelegentlich ihre Kolonien gemeinsam gründen, erst nach einiger Zeit das Regulationsverhalten (SCHMITZ 1911, GOETSCH & KÄTHNER 1937, K. HÖLLDOBLER 1952, B. HÖLLDOBLER 1962). Bei *Camponotus* scheint das Regulationsverhalten ausschließlich auf die Weibchen beschränkt zu sein, bei den *Lasius*-Arten vorwiegend auf die ersten Arbeiterinnen, die in den jungen Kolonien schlüpfen.

Die Weibchen und Arbeiterinnen von *L. unifasciatus* (nach mdl. Mitteil. GÖSSWALD nicht nur bei *L. unifasciatus*, sondern auch bei *L. nigriceps*_M) behalten das Abwehrverhalten gegenüber einem zusätzlichen Weibchen auch später bei, so daß sogar zwei von ihren Völkern isolierte Königinnen miteinander kämpfen oder von zwei im Nest gekäfigten fremden Weibchen eines von den Arbeiterinnen getötet wird. Daß nur eines der beiden fremden Weibchen der Regulation zum Opfer fällt und nicht beide, beweist, daß sich das Abwehrverhalten nicht gegen eine "Angehörige eines fremden Volkes" sondern gegen den Zustand der Polygynie richtet. *L. unifasciatus* verhindert mit diesem Mechanismus absolut zuverlässig den Übergang zur Polygynie. Im Gegensatz zu *Camponotus* und wahrscheinlich *Lasius* besitzen sowohl Weibchen als auch Arbeiterin ein Regulationsverhalten.

b) Ein bisher noch nicht genügend aufgeklärter Mechanismus führt zur regelmäßigen Monogynie. Wie DONISTHORPE (1927) bereits beobachten konnte, gelang es auch mir im Verschmelzungsversuch sehr häufig, monogyne Völker von *L. nylanderi* zu polygynen zu vereinigen. Im Freiland wurde *L. nylanderi* jedoch ausschließlich in monogynen Völkern angetroffen (im Gegensatz zu CHAUVIN (1948), der gelegentlich polygyne Kolonien fand). Ein dauernd vorhandenes Monogynieregulationsverhalten, wie es *L. unifasciatus* hat, kann bei dieser Art sicher ausgeschlossen werden. Daß die Völker im Freiland dennoch immer oder meist monogyn bleiben, liegt vermutlich daran, daß die Kolonien frisch begattete Jungweibchen abwehren, während alte, legende Weibchen so attraktiv sind (SCHNEIRLA 1952), daß statt der Abwehr das Pflegeverhalten ausgelöst wird. Auch von ihren Völkern isolierte Weibchen kämpfen keinesfalls, sondern gruppieren sich sogar zusammen und pflegen gemeinsam zugesetzte Brut. Im Freiland dürfte es jedoch zu einer Polygynie durch Kolonieverschmelzung nur selten kommen, so daß man bei *L. nylanderi* von einer regelmäßigen Monogynie sprechen kann. Hinweise auf einen ähnlichen Mechanismus bei anderen sozialen Insekten sind nicht bekannt.

c) Als funktionell monogyn soll *L. gredleri* bezeichnet werden, in deren Kolonien sich zwar häufig mehrere begattete Weibchen finden, von denen jedoch nach den Präparationsbefunden stets nur eines für die Eiablage verantwortlich ist. Die anderen begatteten Weibchen scheinen in der Funktion der Eiablage dauernd gehemmt zu sein. Dieser Typ von Monogynie wurde bisher bei keiner anderen Ameisenart nachgewiesen, während bei *Augochlorella* (Halictinae) nach ORDWAY (1965) in vergleichbarer Weise begattete Weibchen neben den Eierlegerinnen als Arbeiterinnen fungieren.

Wie die Hemmung der Ovarreifung bei den frisch begatteten

(b-) und bei den älteren (a-) Weibchen bewirkt wird, ob durch Verhaltensweisen induziert oder durch Pheromone des A-Weibchens, ist noch unbekannt. Interessanterweise besteht neben dieser Hemmung der Ovaritätigkeit bei begatteten Weibchen auch ein sicher funktionierender Abwehrmechanismus gegenüber zusätzlichen A-weibchen, während in ein fremdes Volk gebrachte a-, b- oder c-Weibchen nicht angegriffen werden.

Aufgrund einer großen Zahl fehlgeschlagener Versuche, *L. gredleri* im Labor zur Kopula zu bringen und nach den Präparationsbefunden von b → a-Weibchen ist es auch nicht wahrscheinlich, daß die a-Weibchen erst lange nach Abwurf ihrer Flügel als c-Weibchen in Nestnähe begattet wurden.

Als größter Nachteil der obligatorischen oder regelmäßigen Monogynie erscheint, daß die einzelne Kolonie nach dem Tode der Königin normalerweise zugrundegeht (vgl. GÖSSWALD 1941a). *L. gredleri* könnte mit ihrem Mechanismus der funktionellen Monogynie diesen Nachteil kompensieren, denn nach Wegnahme des A-Weibchens entwickeln a- oder b-Weibchen ihre Ovarien zur Legereife und können die ursprüngliche Königin ersetzen. Die Bedeutung der Monogynie mag, vor allem bei Arten mit großen Weibchen, die zur selbständigen Koloniegründung befähigt sind, darin begründet sein, daß jedes Weibchen zur Gründung einer neuen Kolonie gezwungen ist. Somit können die meist großen, flugtüchtigen Weibchen der monogynen Arten zur raschen Ausbreitung der Art beitragen.

II. POLYGYNIE

Der Gebrauch der Bezeichnung "polygyn" ist zwar durch die Definition von REUTER (1913) ausdrücklich auf das Vorhandensein meh-

rerer legender Weibchen in der Kolonie beschränkt. Dennoch wurde diese Bezeichnung in vielen Fällen verwendet, ohne daß der Nachweis echter Polygynie erfolgte. Sehr viele Ameisenarten wurden als polygyn bezeichnet, ohne daß man untersuchte, ob diese Arten auch in monogynen Kolonien leben und sich fortpflanzen können. Solche Polygynie wurde bei Arten nahezu aller einheimischen Ameisengattungen beobachtet (vgl. BRIAN & BRIAN 1955, DONISTHORPE 1927, FOREL 1874, 1920, GÖSSWALD 1932, 1941a, B. HÖLLDOBLER 1962, K. HÖLLDOBLER 1928, MOLITOR 1954, PASSERA 1963a, STITZ 1939, WASMANN 1909). Bei einer großen Zahl von Arten scheint die Polygynie jedoch nicht obligatorisch zu sein.

Die Möglichkeiten der Entstehung von Polygynie wurden von WASMANN (1910) ausführlich erörtert. Neben der primären Pleometrose durch gemeinsame Koloniegründung mehrerer Weibchen oder Abspaltung von Tochternestern mit mehreren Weibchen (GÖSSWALD 1941a) steht die sekundäre Pleometrose durch Aufnahme von begatteten Jungweibchen in ein monogynes Volk. Schließlich kann Polygynie noch (vor allem im Experiment) durch Allianz zwischen monogynen Kolonien fakultativ polygyner Arten erreicht werden.

a) Obligatorische Polygynie wurde bisher nur für *Formica polyctena* FOERST. nachgewiesen (GÖSSWALD 1941a). Kolonien dieser Art sind infolge ihrer geringen Eiablagepotenz mit nur einer Königin wohl nicht in der Lage, genügend Arbeiterinnen zu erzeugen, um einen Nestwärmehaushalt aufzubauen. Dieser ist jedoch für die Aufzucht von Geschlechtstieren, vor allem Weibchen, notwendig (Zusammenfassung bei KNEITZ 1964). In der Gattung *Leptothorax* konnte obligatorische Polygynie nicht nachgewiesen werden.

b) Im Sonderfall der Oligogynie (GÖSSWALD 1941a) sind definitionsgemäß mehrere legende Weibchen im Volk, doch unterliegt ihre Zahl einer gewissen Beschränkung⁺. Bei der "Mittleren Roten Waldameise" (GÖSSWALD 1941a) ist der Mechanismus dieser Beschränkung noch unbekannt. Für *Camponotus ligniperda* LATR. und *C. herculeanus* L. wies B. HÖLLDOBLER (1962) ein Verhalten nach, das die Oligogynie dieser Arten steuert. Danach adoptieren die Arbeiterinnen alter *Camponotus*-Kolonien junge Weibchen aus dem eigenen Nest, wenn diese in der Nestumgebung nach der Kopula mit der Gründung einer eigenen Kolonie begonnen haben. Die Weibchen dürfen sich in der verzweigten Nestanlage nicht begegnen, da sie sonst zu kämpfen beginnen, während die Arbeiterinnen kein Regulationsverhalten zeigen. Die Oligogynie von *Camponotus* ist somit fakultativ und nur in großen Kolonien möglich. Auch sie entfällt daher bei *Leptothorax*.

c) Bei den untersuchten *Leptothorax*arten ist als einziger Polygynie-Typ die fakultative Polygynie nachzuweisen. Die Kolonien können nach den Freilandfunden durch einzelne Weibchen gegründet werden, doch ist auch primäre Pleometrose durch gemeinsame Koloniegründung zu beobachten. Später kann ein Angebot von begatteten Jungweibchen ins Nest aufgenommen werden. Bei *L. acervorum* ist die Zahl dieser Weibchen offenbar nicht eng begrenzt, alle Weibchen können auch ihre Ovarien entwickeln und die Eiablage aufnehmen. *L. muscorum* scheint demgegenüber nicht in jedem Fall nach Aufnahme von Jungweibchen ins monogyne Volk polygyn zu werden, da die Zahl der Völker mit einem A-Weibchen und mehreren b-Weibchen die der Kolonien mit mehreren A-Weibchen in zwei Jahren bei weitem überstieg. Wie die Regulation hier erfolgt, ob die jungen Weibchen später vertrieben werden oder etwa zusammen mit einigen Arbeiterinnen Tochternester gründen, wie dies PASSERA (1963a, b) bei *Plagiolepis*

⁺ Auch die Kolonien der obligatorisch polygynen *Formica polyctena* nehmen nicht unbegrenzt begattete Jungweibchen auf, sondern vermögen ein Überangebot abzuwehren (GÖSSWALD 1939, OTTO 1962).

pygmaea L.ATR. beobachtete, ist noch unbekannt. Doch beweist das Vorkommen von Kolonien mit mehreren A-Weibchen, daß diese Art nicht über einen sicher wirksamen Mechanismus zur Erhaltung der Monogynie verfügt. Ähnlich wie *L. acervorum* können offenbar auch *L. tuberum* und *L. nigriceps*_A unbegrenzt polygyn werden.

Die Bedeutung der Polygynie ist zunächst darin zu suchen, daß eine sich dauernd wiederholende Aufnahme von jungen Weibchen den Kolonien eine gewisse "potentielle Unsterblichkeit" (GÖSSWALD 1941a) sichert. Ferner können polygyne Arten die gefährvolle und langwierige Koloniegründung durch einzelne Weibchen umgehen (GÖSSWALD 1938b), indem sie neue Nester nach Kolonieteilung gleich mit Königinnen, Arbeiterinnen und Brut anlegen (vgl. GÖSSWALD 1941a, BRIAN & BRIAN 1949, BRIAN 1965). Für *Leptothorax* konnte Kolonieteilung allerdings bisher nicht nachgewiesen werden. Als fakultativ polygyne Arten haben sie neben der Möglichkeit zur abhängigen Koloniegründung jedoch auch die Fähigkeit, sich mittels einzelner Weibchen, die im Flug große Strecken überwinden können, in neuerschlossenen Biotopen und über unbesiedelbare Flächen hinweg rasch auszubreiten. Obligatorisch polygyne Waldameisen haben dagegen in der Regel die Fähigkeit zur selbständigen Koloniegründung verloren (WASMANN 1905, GÖSSWALD 1941a, KUTTER 1958).

Die Vermehrung durch Ablegerbildung gewinnt bei vielen Waldameisenarten dadurch große Bedeutung, daß die Tochterneester mit dem Mutternest und untereinander in Verbindung bleiben, Nahrung, Brut und sogar Königinnen austauschen und so große Flächen einheitlich, dauerhaft und unter Ausschluß der innerartlichen Konkurrenz besiedeln können (GÖSSWALD 1941a, GÖSSWALD & KLOFT 1960).

Bei *Leptothorax* ließen sich als wichtigste Auswirkungen der Polygynie relativ verringerte Aufzuchtraten von Arbeiterinnen und Geschlechtstieren gegenüber monogynen Völkern der gleichen Art

feststellen. Die verringerte Brutaufzucht in polygynen Kolonien ist vermutlich auf die Nahrungskonkurrenz zwischen den Weibchen und zwischen Weibchen und Brut zurückzuführen (GÖSSWALD & BIER 1954, BIER 1956, MAMSCH 1965). Auch BRIAN & BRIAN (1955) beobachteten in Kolonien der polygynen *Myrmica rubra microgyna* eine sehr viel geringere Aufzucht von jungen Geschlechtstieren als in monogynen Völkern von *Myrmica rubra macrogyna* und BRIAN & CARR (1960) fanden verringerte Jungweibchenproduktion bei *Myrmica rubra* in Anwesenheit der Königinnen, allerdings unabhängig von deren Zahl.

BRIAN & BRIAN (1955) diskutieren in diesem Zusammenhang einen Regulationsmechanismus für die Populationsdichte. Danach nehmen polygyne Kolonien in einem Jahr Jungweibchen auf und produzieren in den folgenden Jahren zunächst keine Geschlechtstiere, sondern wachsen erst auf die der Weibchenzahl entsprechende Arbeiterinnenzahl heran. Erst dann werden sie wieder reproduktiv. Ist aus Nachbarkolonien jedes Jahr ein Angebot von Jungweibchen vorhanden, so erzeugen die Kolonien, die Jungweibchen aufnehmen, längere Zeit keine Geschlechtstiere, wodurch eine Übervölkerung des Lebensraumes vermieden wird. Die monogynen Kolonien von *M. rubra macrogyna* können jedoch interessanterweise größer sein als die Völker der polygynen Subspecies (BRIAN 1950).

Bei den *Leptothorax*-arten ließ sich ein Heranwachsen der Kolonien entsprechend ihrer Weibchenzahl nicht feststellen. Dennoch könnte für die fakultativ polygynen Arten ein ähnlicher Mechanismus diskutiert werden wie bei *Myrmica*: In dichten Populationen wird das jährliche Angebot an begatteten Jungweibchen in die vorhandenen Kolonien aufgenommen und verringert hier sowohl das stärkere Anwachsen der Völker als auch die Erzeugung von jungen Geschlechtstieren. In den folgenden Jahren wird also die Zahl der durch einzelne Weibchen im betreffenden Biotop neu gegründeten Kolonien klein bleiben, sowie

auch die Aufnahme begatteter Jungweibchen in alte Kolonien gering sein. Werden Völker durch Absterben eines Teils ihrer Weibchen wieder monogyn, können junge Geschlechtstiere wieder in größerer Zahl heranwachsen.

Obligatorisch polygyne Waldameisenarten scheinen die Hemmung der Geschlechtstieraufzucht durch die Konkurrenz der alten Weibchen durch den Mechanismus der "physiologischen Weisellosigkeit" (GÖSSWALD & BIER 1954b) zu vermeiden. Die Weibchen halten sich zur Zeit der Geschlechtstieraufzucht fern von der Brut in kühleren Nestbereichen auf und schränken die Eiablage ein. Die Pflegetätigkeit der Arbeiterinnen kann sich so vorwiegend auf die Larven konzentrieren. Ein solcher Mechanismus ist allerdings nur in den großen Nestern der Waldameisen möglich, wo sich ein Temperaturgradient zwischen Nestkuppel und dem Bereich im Mineralboden einstellt; in den kleinen Kolonien der Leptothoraxarten wäre eine räumliche Trennung von Weibchen und Brut kaum denkbar.

Obwohl bei *Formica polyctena* also die Hemmung der Geschlechtstieraufzucht umgangen wird, kann auch bei dieser Art ein Mechanismus zur Selbstregulation der Populationsdichte angenommen werden. Nach GÖSSWALD (1961) erzeugen große, stark polygyne Nester aufgrund ihres optimalen Nestwärmehaushalts fast ausschließlich Weibchen. Sind in einer Kolonie nur solche großen Nester vorhanden, so fehlen die Männchen zur Begattung der Jungweibchen und der Königinnenbestand kann nicht verjüngt werden. Im Laufe der Zeit verringert sich dann die Zahl der Weibchen, die Nester verkleinern sich und können den Wärmehaushalt nicht mehr ausreichend aufrechterhalten, so daß in der Kolonie wieder mehr Männchen entstehen. So kann durch die Veränderung des Sexualindex eine Überbevölkerung vermieden werden.

III. PSEUDOPOLYGYNIE

Das als Pseudopolygynie bezeichnete, mehr oder weniger regelmäßige Vorkommen von unbegatteten, morphologisch vollwertigen Weibchen in mono- oder polygynen Kolonien läßt sich zwar nicht direkt in die bisher besprochenen Mechanismen einreihen, hat aber doch bei den *Leptothorax*-arten eine so große Verbreitung, daß es mit berücksichtigt werden muß. Auf die Tatsache, daß in Kolonien von *Leptothorax*-arten häufig unbegattete Weibchen leben, wiesen schon FOREL (1874) und GÖSSWALD (1930, 1961) hin. FOREL sah ihre Bedeutung darin, daß sie die Arbeiterinnenzahl der kleinen *Leptothorax*-Völker verstärken. Eine experimentelle Untersuchung ihrer Bedeutung steht noch aus.

Wie die Brutaufzuchtversuche mit *L. acervorum* zeigten, bewirken solche unbegatteten Weibchen im monogynen Volk keinesfalls eine Verringerung der Brutproduktion, sondern mit großer Wahrscheinlichkeit sogar eine Steigerung, die sich vor allem in einer Vergrößerung der Aufzuchtrate von Jungweibchen äußert. Eine Förderung der Brutaufzucht wäre damit erklärbar, daß diese unbegatteten Weibchen die normalerweise für die Koloniegründung bestimmten Reservestoffe mobilisieren und an die Brut im pseudopolygynen Volk abgeben. Nach GOETSCH & KÄTHNER (1937) bauen begattete und unbegattete Weibchen gleicherweise die Flugmuskulatur ab. Die Abbauprodukte können wahrscheinlich zur Produktion eines hochwertigen Futtersekrets mitverwendet werden (HASKINS & ENZMANN 1938, GÖSSWALD 1953).

Bei den *Leptothorax*-arten wäre ein solcher Mechanismus recht sinnvoll: In manchen Jahren kann ein Großteil der Weibchen witterungsbedingt nicht schwärmen. Bei *L. acervorum* und *muscorum* bleiben diese Weibchen dann im Nest, entflügeln sich und bewirken im folgenden Jahr die verstärkte Nachzucht von Geschlechtstierlarven, aus de-

nen im darauffolgenden Jahr wieder junge Männchen und Weibchen in großer Zahl hervorgehen. Auffallenderweise kommen solche unbegatteten Weibchen regelmäßig nur bei fakultativ polygynen und funktionell monogynen Leptothoraxarten vor, bei regelmäßig und obligatorisch monogynen sind sie nur ausnahmsweise anzutreffen.

Aus der Zweckmäßigkeit, aus den Vor- und Nachteilen, der hier beschriebenen Formen von Mono- und Polygynie läßt sich ihr heutiges Vorkommen bei den verschiedenen Arten nicht eindeutig ableiten. Daher soll versucht werden, die neuen Befunde abschließend nach phylogenetischen Gesichtspunkten zu erörtern.

G. EVOLUTIONSTHEORETISCHE ÜBERLEGUNGEN ZUM PROBLEM DER MONO- UND POLYGYNIE

Aufgrund der Definition der Pleometrose durch WASMANN (1910) wurden Beziehungen zwischen dem Koloniegründungsverhalten einerseits und der Mono- oder Polygynie andererseits hergestellt. Diese Beziehungen veranlaßten eine Reihe von Autoren zu phylogenetischen Aussagen über die Mono- und Polygynie, allerdings sehr widersprüchlicher Natur.

Die selbständige Koloniegründung durch ein Weibchen allein wird allgemein als die ursprünglichste Form betrachtet (WASMANN 1905, ESCHERICH 1917, MAIDL 1934, HASKINS & ENZMANN 1938). Eine Untergliederung in die ursprünglichere Form, bei der das Weibchen den Gründungskessel gelegentlich zur Nahrungssuche verlassen muß, und die abgeleitete, bei der das Weibchen seine ersten Arbeiterinnen unter Abschluß von der Außenwelt im geschlossenen Gründungskessel aufzieht, führen WHEELER (1932, 1933), HASKINS & ENZMANN (1938)

und K. HÖLLDOBLER (1936, 1938) durch. Als abhängig wird die Koloniegründung mit Hilfe von Arbeiterinnen der eigenen oder einer fremden Art bezeichnet. Die sozialparasitische Koloniegründung kann nach WASMANN (1905) und EMERY (1909) aus der abhängigen Koloniegründung mit Hilfe der eigenen Art (Tochternestbildung) abgeleitet werden. GÖSSWALD (1938) sieht daneben noch eine zweite Möglichkeit der phylogenetischen Ableitung von Sozialparasiten. Im Gegensatz zu der ersten Möglichkeit, die für Parasiten mit relativ großen Weibchen gilt, geht der zweite Weg von kleinen Weibchen aus, die in ursprünglicher Weise die Koloniegründung noch unter Ausübung der Jagd durchführen mußten. Zur Umgehung der Schwierigkeiten bei der Koloniegründung sind solche Arten dann zur parasitischen Einmietung bei einer fremden Art übergegangen.

Arten, die sich nur durch Bildung von Tochternestern vermehren und die Fähigkeit zur selbständigen Koloniegründung verloren haben, müssen polygyn sein. Ihre Polygynie ist demnach als abgeleitet zu betrachten. Auch HASKINS & ENZMANN (1938), BRIAN & BRIAN (1949), BERNARD (1951) und BRIAN (1956, 1965) halten die Polygynie für eine Spezialisierung gegenüber der Monogynie. Besonders nach BERNARD (1951) kommt Polygynie nur bei "fourmis très évoluées" vor. Dagegen fand EIDMANN (1936), daß die Polygynie bei primitiveren Ameisen häufiger ist als bei höher entwickelten; nach GÖSSWALD (1941a) ist die obligatorische Polygynie der *Formica polyctena* FOERST. zwar sehr spezialisiert, die monogyne *F. rufa* L. konnte jedoch zufolge schärferer Selektion größere Weibchen, größere Arbeiterinnen und größere Fertilität sowie größere physiologische und ökologische Toleranz entwickeln. Die parasitische Gattung *Epimyrma* ist nach KUTTER (1951) zu höchster Monogynie übergegangen. HAMILTON (1964) leitet in vergleichbarer Weise die monogynen *Polistes*-Arten (Vespidae) von polygynen tropischen Formen ab.

Die Tatsache, daß bei nahezu allen als polygyn bezeichneten Arten auch Nester mit nur einer Königin vorkommen und daß viele Arten ihre Kolonien zuerst durch ein Weibchen gründen und hernach zur Polygynie übergehen können (sekundäre Pleometrose nach WASMANN 1910), wurde bisher bei den Überlegungen zur Stammesgeschichte kaum berücksichtigt. Daher soll im folgenden versucht werden, die bei den Leptothoraxarten beobachteten Verhältnisse in die phylogenetischen Vorstellungen einzuordnen.

I. PHYLOGENETISCH BEDEUTSAME MERKMALE UND MONO- BZW. POLYGYNIE BEI LEPTOTHORAX

Als phylogenetisch wichtige Merkmale werden bei Ameisen z.B. die Größe der Kolonien, die Größenverhältnisse von Männchen, Weibchen und Arbeiterin, die relative morphologische Differenz von Weibchen und Arbeiterin, Ausbildung von Unterkasten (Soldaten), Form von Flügeln, Mandibeln, Antennen und Stachelapparat erachtet.

Ausgehend von der Vorstellung, daß die Vorstufen sozialer Hymenopteren solitäre, aber Brutpflegende Formen waren, muß man parallel zu morphologischen Veränderungen auch eine Entwicklung sozialer Verhaltensweisen annehmen. Hier ist die Futterverteilungstendenz, die Art der Koloniegründung, der Nahrungserwerb, Nestbau, Arbeitsteilung u. dgl. zu berücksichtigen (WASMANN 1905, ESCHERICH 1906, EIDMANN 1926, WHEELER 1928, MAIDL 1934, HASKINS & ENZMANN 1938, K. HÖLLDOBLER 1938).

Untersuchen wir die Gattung Leptothorax nach diesen Merkmalen, so erweist sich für die nahe verwandten Arten dieser Gruppe nur ein Teil der Merkmale als brauchbar.

So ist die durchschnittliche Koloniegröße bei allen untersuchten Formen ziemlich gleich und selbst bei den im Gebirge auftretenden

großen Völkern von *L. acervorum* im Vergleich zu Arten mit volkreichen Kolonien recht gering. Unterkasten werden ebenfalls nicht ausgebildet.

Unter den morphologischen Merkmalen weisen die Flügeladerung und die Zahl der Antennenglieder bei den einheimischen *Leptothorax*-Arten vor allem auf Unterschiede zwischen den Untergattungen *Leptothorax* und *Mychothorax* hin; die Angehörigen der letzteren haben im Flügelgeäder weniger Elemente und eine geringere Anzahl von Antennengliedern (*Leptothorax* ♂ : 13, ♀ und ♂ : 12; *Mychothorax* ♂ : 12, ♀ und ♂ 11). Nach BROWN (1954) wäre also bei *Mychothorax* die Reduktion der Flügeladerung, nach KUSNEZOV (1958) die Reduktion der Fühlergliederzahl weiter fortgeschritten als bei *Leptothorax*¹. Jedoch sind aus Europa *Leptothorax flavicornis* EMERY und aus Nordamerika eine größere Zahl von Arten der Untergattung *Leptothorax* mit - wie bei *Mychothorax* - 12- bzw. 11-gliedrigen Antennen bekannt.

Andere morphologische Merkmale sind demgegenüber bei den Angehörigen der Untergattung *Leptothorax* weiter spezialisiert als bei *Mychothorax*. So ist die Mesoepinotalnaht bei den Arbeiterinnen der *Mychothorax*-Arten nach BERNARD (1956) ein Merkmal für die ursprünglichere Morphologie dieses Subgenus. Allerdings findet sich eine gut ausgebildete Mesoepinotalnaht auch bei Arbeiterinnen von *Leptothorax* (*L.*) *tuberum*, *interruptus* und vor allem *nylanderi*. BERNARD (1956) hält die Untergattung *Mychothorax* auch aufgrund ihrer einfacheren Petiolusform für ursprünglicher als die übrigen Subgenera. Das Fehlen der Parapsidenfurchen beim Weibchen von

1 Bei der nahe verwandten parasitischen Gattung *Epimyrma* scheint die Reduktion der Fühlergliederzahl noch weiter zu gehen. GÖSSWALD (1930) beobachtete Weibchen von *E. gösswaldi* mit 11 und solche mit 10 Fühlergliedern, daneben Tiere, die eine Antenne mit 11 und eine mit 10 Gliedern besaßen.

Leptothorax gegenüber Mychothorax ist nach WILSON (1952) ein abgeleitetes Merkmal.

Die Ovarien der ♀♀ der untersuchten Formen bestehen aus je-
derseits 3 Ovariolen (insgesamt 6), sehr selten findet man Tiere mit
nur insgesamt 5, auch gelegentlich solche mit 7 oder 8 Eischläuchen.
Bei den Arbeiterinnen aller Leptothoraxarten finden sich stets ins-
gesamt 2 Ovariolen, nur Interkasten, wie sie bei *L. acervorum*
(WASMANN 1915) und nach eigenen Beobachtungen bei *L. gredleri*
besonders häufig vorkommen, haben bisweilen 3-4 Ovariolen. In
diesem Merkmal sind sich also Leptothorax und Mychothorax gleich.
Vielleicht darf das häufigere Auftreten von Interkasten bei Mychothorax
so gedeutet werden, daß hier die Kastendifferenzierung nicht so hoch
entwickelt ist wie bei Leptothorax, so daß solche Übergangsformen
zwischen Weibchen und Arbeiterin leichter entstehen können. Nach
BROWN (1954) kommen Interkasten bei hochspezialisierten
Ameisen seltener vor als bei relativ ursprünglichen und MICHENER
(1961) weist darauf hin, daß sich mit der Spezialisierung der Ameisen
der Determinationszeitraum verkürzt, so daß die Bildung von Inter-
kasten mehr und mehr vermieden wird.

Die geringere morphologische Differenz zwischen Weibchen
und Arbeiterin bei Mychothorax gegenüber Leptothorax kommt vor
allem bei Betrachtung der Körpermaße deutlich zum Ausdruck
(Tab. XXIV).

Tab. XXIV: Körperlängenverhältnisse von $\frac{q}{\delta}$ und $\frac{q}{\sigma}$ bei *Leptothorax*-arten. Maße nach STITZ (1939) und eigenen Messungen

	<u>L. acerv. musc.</u>	<u>gredleri</u>	<u>tuborum</u>	<u>nylanderi</u>	<u>unifasciatus</u>	
♀/♂	$\frac{3,5-4,8}{3,1-4,5}$	$\frac{2,5-3,8}{2,5-3,2}$	$\frac{3,5-3,75}{3-3,5}$	$\frac{2,5-3,7}{2-3}$	$\frac{3,5-4,7}{2,3-3,5}$	$\frac{3,7-4,5}{2-3,5}$
	1,09	1,10	1,11	1,26	1,41	1,49
♀/♂	$\frac{3,5-4,8}{3,7-4}$	$\frac{2,5-3,8}{3,5-4}$	$\frac{3,5-3,75}{3,5-4,2}$	$\frac{2,5-3,7}{2,6-3}$	$\frac{3,5-4,7}{2,5-3,2}$	$\frac{3,7-4,5}{2,5-3,5}$
	1,07	0,84	0,94	1,10	1,44	1,36

Die Männchen werden bei den Ameisen als das "konservativere" Geschlecht bezeichnet, ihre Größe wird von ESCHERICH (1906), Wheeler (1907), BERNARD (1950) und MICHENER (1961) als Maßstab für die phylogenetische Vergrößerung oder Verkleinerung von Weibchen und Arbeiterin verwendet. Die Arten des Subgenus *Mychothorax*, wo Männchen, Weibchen und Arbeiterin nahezu gleich groß sind, wären danach den ursprünglichen Verhältnissen näher als die *Leptothorax*-arten, wo zwar Männchen und Arbeiterin ziemlich die gleiche Größe haben, die Weibchen aber viel größer als beide sind.

Die divergierende Entwicklung der Größe von Weibchen und Arbeiterin wird allgemein als Merkmal der abgeleiteten Formen erachtet (LEGEWIE 1926, WHEELER 1933, 1937, BERNARD 1950, MICHENER 1961). Besondere Bedeutung erlangen die Körpermaße dadurch, daß bei *Leptothorax*-Weibchen gegenüber *Mychothorax* bei gleicher Gesamtlänge die Breite des Thorax sehr gesteigert ist, so

daß der Rauminhalt des Thorax im Vergleich zur Arbeiterin noch sehr viel größer wird als bei Mychothorax (Tab. XXV). Die Volumenverhältnisse vom Thorax der Männchen, Weibchen und Arbeiterinnen verwendet BERNARD (1950) als Indices für mehr oder weniger evoluierte Formen.

Tab. XXV: Verhältnis der Thoraxbreiten von Weibchen und Arbeiterin der Leptothoraxarten. Die Indices errechnen sich aus den Mittelwerten der Thoraxbreite von je Art 6 Weibchen und 6 Arbeiterinnen (♀ : ♂)

SG. Mychothorax	L. acervorum	1,36
	L. muscorum	1,15
	L. gredleri	1,25
SG. Leptothorax	L. tuberum	1,73
	L. unifasciatus	1,94
	L. nylanderi	2,06

In einer Reihe von morphologischen Merkmalen, insbesondere in der Entwicklung großer Weibchen, sind also die Arten der Untergattung *Leptothorax* spezialisierter als die *Mychothorax*-Arten. Über das Verhalten bei Nahrungserwerb und Futterverteilung ist zu wenig bekannt, um daraus phylogenetische Schlüsse zu ziehen. Dem Nestbau, vor allem dem bevorzugten Nestbaumedium, wurde von BERNARD (1956) in der Gattung *Leptothorax* große phylogenetische Bedeutung beigemessen. Als ursprünglich erachtet er Formen, die in Erdnestern leben (von den untersuchten Arten wären hier *L. tuberum* und *L. nigriceps*_A einzuordnen), abgeleitet ist

das Nisten in Steinspalten (*L. unifasciatus* und besonders *L. nigriceps*_M) und noch spezialisierter sind die in Holz oder unter Rinde lebenden Arten (*L. acervorum*, *L. affinis* und *L. corticalis*). Dagegen ist jedoch einzuwenden, daß *L. unifasciatus* auch unter Rinde vorkommt (GÖSSWALD 1932, 1938a, 1941b), während *L. acervorum* besonders im Gebirge auch gerne unter Steinen lebt. Bei Berücksichtigung extrem verschiedener Biotope lassen nur wenige Arten eindeutig eine Bevorzugung eines bestimmten Nistmediums erkennen.

Das Koloniegründungsverhalten kann hingegen brauchbare Hinweise liefern. Bei *Leptothorax unifasciatus* konnte im Versuch die Koloniegründung durch einzelne Weibchen ohne Nahrungsaufnahme beobachtet werden, während für *Mychothorax* die ursprünglichere Form der Koloniegründung unter Nahrungssuche des Weibchens (EIDMANN 1926, K. HÖLLDOBLER 1938, BROWN 1954) angenommen werden muß, da der Größenunterschied zwischen Weibchen und Arbeiterin zu gering ist, um dem Weibchen die Aufzucht einer nahezu gleichgroßen ersten Arbeiterin allein aus eigenen Körperreserven zu ermöglichen (HASKINS & ENZMANN 1938, RICHARDS 1953).

Im Überblick läßt sich also sagen, daß sich die *Mychothorax*-Arten in der Mehrzahl der wichtigen Merkmale ursprünglicher verhalten als die Arten des Subgenus *Leptothorax*. Vergleicht man damit die Polygynieverhältnisse, so fällt auf, daß unter den ursprünglicher organisierten *Mychothorax*arten bei dreien echte Polygynie vorkommt und nur bei einer funktionelle Monogynie, die jedoch der fakultativen Polygynie der drei anderen Arten noch sehr nahe steht. Im allgemein spezialisierteren Subgenus *Leptothorax* findet sich unter den berücksichtigten Arten nur bei zweien echte Polygynie, während sechs stets monogyn sind. Gerade bei diesen Arten scheint die Monogynie in engem Zusammenhang mit der spezialisierten Größe der Weibchen und damit der selbständigen Koloniegründung ohne Nahrungssuche zu stehen. Diese Beziehungen machen die Entwicklung monogynen Formen aus

fakultativ polygynen - bei den beiden Untergattungen *Leptothorax* und *Mychothorax* unabhängig voneinander! - zumindest wahrscheinlicher als den umgekehrten Weg. Die Einordnung der speziellen, auf die Mono- oder Polygynie von *Leptothorax* bezogenen Verhaltensweisen in die Vorstellungen von der Evolution des sozialen Verhaltens bei Ameisen vermag diese Anschauung zu stützen.

II. STAMMESGESCHICHTLICHE ENTWICKLUNGSTENDENZEN BEI AMEISEN BEZÜGLICH MONO- UND POLYGYNIE

Die Evolution der sozialen Verhaltensweisen kann von zwei grundsätzlich verschiedenen Anfangsstadien ausgehen, die beide bei primitiv sozialen Aculeaten heute noch zu beobachten sind. Im einen Fall gruppieren sich mehrere gleichwertige, nicht unbedingt verwandte Weibchen einer Art zu gemeinsamer Brutaufzucht an einem günstigen Nistplatz, wie dies von *Bembex*-Arten (*Apidae*) bekannt ist (WHEELER 1907, 1928). Die andere Möglichkeit besteht darin, daß die Nachkommen eines Weibchens nach dem Schlüpfen und der Begattung zusammen mit ihrer Mutter und ebenso fertil wie sie weiterhin den alten Nistplatz benutzen und gemeinsam die Brut versorgen. Solche Verhältnisse sind z.B. bei *Bethyliden* und *Tiphiden* zu beobachten und stellen die Ausgangsbasis für die Entstehung echter Hymenopterenstaaten dar (WHEELER 1907, 1928). LEGEWIE (1926) bestätigt diese Ansicht mit dem Argument, daß alle heute existierenden Hymenopterenstaaten sich auf der Gemeinschaft von Mutter und Töchtern aufbauen. Die Differenzierung in eine fertile und eine Arbeiterinnenkaste tritt nach WHEELER (1907) erst in einem späteren Stadium auf.

Für unsere Betrachtungen ist es nun besonders wichtig, daß bei Ableitung des sozialen Verhaltens der Ameisen aus jeder der beiden möglichen Ausgangssituationen am Anfang eine polygyne Sozietät steht. Weiterhin dürfte diese Sozietät vor allem bei der wahrscheinlicheren zweiten Möglichkeit fakultativ polygyn gewesen sein, das heißt, das einzelne Weibchen, das nach der Kopula mit der Eiablage beginnen wollte, konnte dazu entweder das Mutternest bzw. ein anderes Nest der eigenen Art aufsuchen, oder es begann an einem günstigen unbesiedelten Nistplatz mit der Gründung einer neuen Kolonie.

Solche fakultativ polygynen Staaten sind nun bei einer Reihe von primitiv sozialen Wespen und Bienen beschrieben worden. Die Bewohner mancher Nester von Polybiinen sind z. B. zur Hälfte Königinnen (MICHENER 1961), der Rest besteht aus Arbeiterinnen. Die Tendenz geht bei diesen Staaten jeweils dahin, daß ein Teil auch der potentiellen Geschlechtstiere als Arbeiterinnenkaste fungiert; in Völkern von Augochlorella (Halictinae) finden sich, ähnlich wie in den funktionell monogynen Polistes-Kolonien, oft begattete Weibchen als Arbeiterinnen neben den Eierlegerinnen (ORDWAY, 1965), doch scheint die strenge Beschränkung auf nur ein legendes Weibchen im Volk auch nach Differenzierung einer Arbeiterinnenkaste noch nicht im Verhalten ursprünglicher Formen vorhanden zu sein. Die fakultative Polygynie der Leptothoraxarten läßt sich mit diesen Verhältnissen recht gut vergleichen; allerdings ist die ♂-Kaste schon sehr viel deutlicher ausgeprägt als bei Polistes.

In der weiteren Entwicklung der Hymenopterenstaaten wird durch die Selektion eine zahlenmäßige Vergrößerung begünstigt. Größere Staaten verfügen über ein größeres Ernährungspotential, haben bessere Verteidigungsmöglichkeiten und betreiben intensiveren Nestbau, der besseren Schutz vor Witterungsextremen bietet (BRIAN

1956, 1965). Nach MICHENER (1961) geht die Vergrößerung der Kolonien entweder über größere Weibchen mit gesteigerter Fertilität oder bei Gruppen mit geringem Kastendimorphismus über eine Vermehrung der Zahl der Weibchen im Nest.

Den letzteren Weg scheint die heute obligatorisch polygyne *Formica polyetena* eingeschlagen zu haben. Von den ursprünglichen, fakultativ polygynen Ameisen unterscheidet sie sich darin, daß sie die Fähigkeit zur selbständigen Koloniegründung durch einzelne Weibchen verloren hat, andererseits aber in der "physiologischen Weisellosigkeit", der obligatorischen Vermehrung durch Kolonieteilung und der Bildung großer Kolonieverbände (GÖSSWALD 1941a, 1951c) einige "Neuerwerbungen" aufweist, die zeigen, daß die obligatorische Polygynie durchaus gegenüber der fakultativen Polygynie als spezialisiert betrachtet werden muß.

Der andere Weg, die relative Vergrößerung der Weibchen und damit des Kastendimorphismus ging Hand in Hand mit einer Verstärkung der Attraktivität zwischen den Nestgenossen und besonders der Königin für die Arbeiterinnen (GÖSSWALD 1951a, SCHNEIRLA 1952, FLANDERS 1962). Die Königin wird auch mehr und mehr von der Pflege der Arbeiterinnen abhängig (MICHENER 1961). Die Attraktionswirkung der Nestgenossen untereinander erfolgt nach SCHNEIRLA (1952) und FLANDERS (1962) wahrscheinlich auf chemischer Basis, durch das Angebot bestimmter Exsudate (vgl. auch WHEELER, 1926, GÖSSWALD, 1951a, 1954).

Man kann annehmen, daß diese Attraktivität zunächst bei ursprünglich sozialen Formen allen Artangehörigen zu eigen war und daß im gleichen Volk nicht nur die Weibchen für die Arbeiterinnen, sondern auch die Weibchen untereinander attraktiv waren. Reste dieser Attraktivität mögen bei der Vergesellschaftung von Weibchen monogynen Arten bei der Koloniegründung wirksam sein.

Eine Differenzierung dieser allgemeinen Attraktivität scheint

bei solchen Arten eingetreten zu sein, die ihre Kolonien gegeneinander abgrenzen. Bei fakultativ polygynen Arten ist die Abgrenzung des Einzelnests gegen Angehörige fremder Kolonien noch nicht sehr wirksam, wie die vielen gelungenen Verschmelzungsversuche bei *Leptothorax* zeigen; die obligatorisch polygyne *Formica polyctena* FOERST. unterhält sogar aktive Beziehungen zwischen benachbarten Einzelnestern. Abgrenzungsmechanismen sind bei dieser Art offenbar nur gegen fremde Arten vorhanden, wahrscheinlich auf der Basis artverschiedener Duftstoffe (GÖSSWALD 1951 a, d, LANGE 1959). Bei anderen Ameisenarten sind die einzelnen Kolonien gut gegeneinander abgegrenzt, so daß Angehörige fremder Völker, besonders Weibchen, von denen der als "Erkennungsmerkmal" dienende "Nest"- oder "Volksduft" ausgeht (GÖSSWALD 1938, 1954, 1961), praktisch nicht in ein fremdes Nest eindringen können.

Innerhalb des Volkes herrscht im allgemeinen die Attraktivität aller Angehörigen untereinander. Sie ist eine Grundeigenschaft der sozialen Insektenstaaten (SCHNEIRLA 1952). Verhaltensweisen, die gegen Nest- und Artangehörige gerichtet sind und zu deren Ausschluß aus der Nestgemeinschaft führen, wie etwa bei der Abwehr begatteter Jungweibchen von *Formica rufa* L. durch die Arbeiterinnen der Mutterkolonie (GÖSSWALD 1941a), durchbrechen die allgemeine Attraktivität. Das Regulationsverhalten gegen überzählige Königinnen muß somit als eine Neuerwerbung, als Komplikation der sozialen Verhaltensweisen und damit als Spezialisierung gewertet werden. Die regulierte, obligatorische Monogynie sollte daher als abgeleitet gegenüber der fakultativen Polygynie gelten.

Das "Erkennen" überzähliger Geschlechtstiere dürfte auch bei Ameisen anhand von Duftqualitäten erfolgen, wie dies RUPPLI & LÜSCHER (1964) bei der Termiten *Calotermes flavicollis* nachwiesen.

Nach diesen Ausführungen können wir also die durch spezielle

Verhaltensweisen gesicherte Monogynie ebenso wie die obligatorische Polygynie als aus der fakultativen Polygynie abgeleitet betrachten. HASKINS & ENZMANN (1938) nehmen eine Entwicklung von monogynen Formen mit Koloniegründung unter Nahrungssuche des Weibchens, dann Koloniegründung unter Abschluß der Königin, schließlich unter Aufnahme von Jungweibchen zur Polygynie an. Dieser Umweg ist jedoch nicht wahrscheinlich.

Die Beobachtungen bei den verschiedenen *Leptothorax*-arten zeigten, daß hier die Monogynie aufgrund verschiedener Verhaltensweisen gesichert wird und die einzelnen Mechanismen lassen sich geradezu in einer Entwicklungsreihe anordnen.

L. gredleri hätte demzufolge zwar noch keine Möglichkeit, frisch begattete Weibchen aus dem Nest auszuschließen und damit zur selbständigen Koloniegründung zu zwingen, aber sie kommen auch nicht im Mutternest (oder einem fremden Nest) zur Eiablage.

Bei *L. nylanderi* sind junge, begattete Weibchen schon gezwungen, selbständig eine Kolonie zu gründen. Gegen mehrere alte Weibchen im Volk nach der - in der Natur wohl seltenen - Kolonieverschmelzung sind jedoch keine Regulationsmechanismen vorhanden.

L. unifasciatus schließlich verfügt über einen ausgeprägten Regulationsmechanismus, der sowohl bei Weibchen als auch bei Arbeiterinnen zu finden ist. Das Regulationsverhalten vermag sogar die Attraktionswirkung des legenden Weibchens auf die Arbeiterinnen zu übertönen.

Diese drei Möglichkeiten stellen keine echte phylogenetische Reihe dar, sondern sind vermutlich drei unabhängig entwickelte Wege zur Erreichung der Monogynie. *L. nylanderi* und *L. unifasciatus* haben dabei, nach den Freilandfunden zu urteilen, die Sicherung der Monogynie in gleicher Weise erreicht, bei *L. gredleri* dürfte die "Speicherung" begatteter Weibchen ungünstiger sein gegenüber der Möglichkeit, daß alle diese Weibchen neue Kolonien gründen.

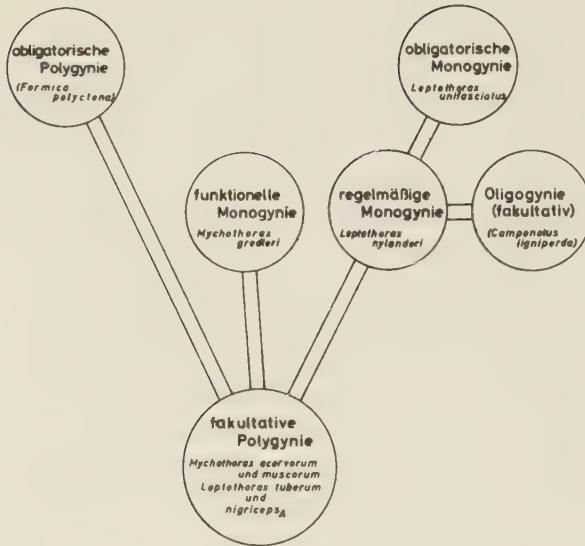


Abb. 10 : Die vermuteten phylogenetischen Beziehungen zwischen den verschiedenen Formen der Mono- und Polygynie

Die weitere Evolution führt bei monogynen Formen zu immer größeren und fertileren Weibchen, wie etwa bei der monogynen *Formica rufa* L. gegenüber *F. polyctena* FOERST (GÖSSWALD 1941). Nur in Ausnahmefällen kann es bei solchen Arten in großen Kolonien noch zu einer eingeschränkten Polygynie, einer Oligogynie kommen, wenn wie bei *Camponotus* nur die Weibchen über ein Regulationsverhalten verfügen (B. HÖLLDOBLER 1962). Die hier vermuteten Entwicklungsrichtungen sind in Abb. 10 nochmals schematisch dargestellt.

Was aber sind die Ursachen dafür, daß gerade die Monogynie, auf welche Weise sie auch gesichert sein mag, bei den Ameisen von der Selektion so auffallend bevorzugt wird? Hierzu sind eine Reihe von Faktoren zu berücksichtigen.

Die Vergrößerung der Kolonien durch Vermehrung der Zahl der Königinnen erfordert die Produktion von vielen Jungweibchen, die dann weder besonders groß noch besonders fertil sein können. Für die Vermehrung der Zahl der Kolonien stehen diese Weibchen nicht in dem Maße zur Verfügung wie bei monogynen Arten, wo jedes eine neue Kolonie gründen kann. Außerdem stehen legende Weibchen in Nahrungskonkurrenz mit der Brut und hemmen ihrerseits die Produktion weiterer Jungweibchen, wo dies nicht durch besondere Mechanismen verhindert wird. Eine Steuerung des Zahlenverhältnisses von Weibchen, Arbeiterinnen und Brut ist kaum möglich (MICHENER 1964), diese Zahlenverhältnisse schwanken daher sehr stark (GÖSSWALD 1941a).

Demgegenüber erzeugen monogyne Kolonien regelmäßig viele, große Weibchen, wobei diese je größer und fertiler desto erfolgreicher bei der Koloniegründung, beim Aufbau eines volkreichen Staates und bei der Produktion neuer Geschlechtstiere sein werden. Die scharfe Selektion, der jedes einzelne Weibchen für sich bei der Koloniegründung unterliegt, vermag zweifellos das Sich-Durchsetzen besser angepaßter Formen zu beschleunigen, während bei fakultativ oder

obligatorisch polygynen Arten positiv mutierte Weibchen unter der Vielzahl normaler Nestgenossinnen für das Volk, das ja nur in seiner Gesamtheit der Selektion unterliegt (LÜSCHER 1958), nicht die ausschlaggebende Wirkung haben wie als Königin im monogynen Staat (vgl. GÖSSWALD 1941a).

Der Übergang zur Monogynie bringt also eine Beschleunigung der Evolution mit sich, die dann mit einer rascheren Artumbildung und einer schnelleren Spezialisierung verbunden ist. Auch hierfür lassen sich in der Gattung *Leptothorax* Beispiele anführen: Die fakultativ polygyne *L. acervorum* ist euryök, sie kommt vom Flachland bis auf 3000 m Höhe im Gebirge, in Mooren und in trockenen, sandigen Kiefernwäldern vor. Die monogynen Arten des Subgenus *Leptothorax* sind dagegen ökologisch höchst spezialisiert (GÖSSWALD 1938a, 1941b) und leben in großer Artenzahl jeweils in sehr speziellen Biotopen.

ZUSAMMENFASSUNG

Die vorliegende Arbeit befaßt sich mit der Verbreitung von Mono- und Polygynie bei einheimischen Arten der Gattung *Leptothorax*; besonders wurde der Nachweis echter Mono- und Polygynie erbracht. Ferner konnten Auswirkungen von Mono- und Polygynie auf die Größe der Kolonien und auf die Brutproduktion innerhalb einer Art beobachtet werden. Dabei wurden folgende Ergebnisse erzielt:

1.) Bei *L. (M.) acervorum*, *L. (M.) muscorum*, *L. (L.) tuberum* und *L. (L.) nigriceps*_A wurde echte Polygynie nachgewiesen, ebenso bei der sozialparasitischen *L. (M.) kutteri*. Daneben kommen von diesen Arten auch monogyne Kolonien vor, sie wurden daher als fakultativ polygyn bezeichnet.

In den polygynen Kolonien finden sich begattete, legende Weibchen, junge, frisch begattete und noch nicht legende, sowie alte und junge unbegattete, niemals legende Weibchen.

In morphologischen und anatomischen Merkmalen unterscheiden sich Weibchen und Arbeiterinnen aus mono- und polygynen Kolonien der einzelnen Arten nicht. Auch durch Messungen der Thoraxlänge und der relativen Epinotaldornlänge konnten keine Verschiedenheiten parallel zur Mono- oder Polygynie festgestellt werden; mono- und polygyne Kolonien der einzelnen Arten gehören daher jeweils ein- und derselben taxonomischen Einheit an.

2.) Von den Arten *L. unifasciatus*, *L. nigriceps*_M, *L. nylanderii*, *L. interruptus*, *L. affinis* und *L. corticalis* wurden im Freiland nur monogyne Kolonien angetroffen.

3.) Die Kolonien von *L. gredleri* enthalten zwar häufig mehrere entflügelte Weibchen, doch ist stets nur eines davon für die Eiablage verantwortlich. Weitere begattete Weibchen entwickeln ihre Ovarien nicht und kommen nicht zur Eiablage. *L. gredleri*

wurde als funktionell monogyn bezeichnet.

4.) Bei *L. unifasciatus* (und *L. nigriceps*_M) wird die Monogynie durch ein sicher wirksames Regulationsverhalten aufrechterhalten. Mehr als ein legendes Weibchen wurde unter keinen Umständen im Nest geduldet (Obligatorische Monogynie).

5.) Bei *L. nylanderi* gelingt es relativ häufig, mehrere legende Weibchen in eine Kolonie zu bringen. Diese Art kann also auf dem Wege der Kolonieverschmelzung polygyn werden. Die Aufnahme frisch begatteter Jungweibchen ist wahrscheinlich blockiert (regelmäßige Monogynie).

6.) Bei den fakultativ polygynen Arten *L. (M.) acervorum*, *L. (M.) muscorum*, *L. (L.) nigriceps*_A und bei der funktionell monogynen *L. (M.) gredleri* leben in den Kolonien häufig unbegattete entflügelte Weibchen, die Arbeiterinnendienste verrichten (Pseudopolygynie).

7.) Populationen von *L. acervorum* enthielten ca. 28 % monogyne, 27 % polygyne und 25 % pseudopolygyne Kolonien, Populationen von *L. muscorum* ca. 30 % monogyne und 3,5 % rein polygyne Kolonien, die übrigen Völker beherbergten verschiedene Kombinationen von alten und jungen, begatteten und unbegatteten Weibchen.

8.) Polygyne Kolonien von *L. acervorum*, *L. muscorum* und *L. tuberum* sind im Durchschnitt volkreicher als monogyne, doch nimmt die Zahl der Arbeiterinnen nirgends entsprechend der Zahl der Weibchen zu. Bei *L. acervorum* sind polygyne Völker etwa um den Faktor 1,5 größer als monogyne, enthalten jedoch 3,75 mal so viele legende Weibchen. Pseudopolygyne Kolonien mit nur einem legenden Weibchen sind bei *L. acervorum* und *L. muscorum* im Durchschnitt noch volkreicher als polygyne.

9.) Monogyne Kolonien von *L. acervorum* enthalten im Freiland zur Zeit der Geschlechtstierbrut wesentlich mehr junge Männchen und Weibchen als polygyne.

10.) Im Labor können überwinternde Kolonien von *L. acervorum* zur Aufzucht ihrer Brut gebracht werden. Aus den überwinternden Larven entsteht die gesamte Geschlechtstier- und Arbeiterinnenproduktion, die im folgenden Sommer im Freiland geschlüpft wäre.

11.) Die Aufzucht der überwinternden Brut von 101 Kolonien von *L. acervorum* ergab, daß polygyne Völker nur sehr wenige, monogyne gleichgroße Völker wesentlich mehr und pseudopolygyne mit einem legenden Weibchen die meisten Geschlechtstiere produzieren. Ein begattetes Weibchen kommt dabei im mono- oder pseudopolygynen Volk auf eine ca. 20mal höhere Reproduktionsrate als im polygynen Volk. Die Ursache scheint in einer Nahrungskonkurrenz zwischen den Weibchen sowie zwischen Weibchen und Brut im polygynen Volk zu liegen.

12.) Die Arten der Untergattung *Leptothorax* sind in einer Reihe von wichtigen morphologischen und Verhaltensmerkmalen spezialisierter als die Arten des Subgenus *Mychothorax*. In diesem Subgenus sind 3 von 4 Arten fakultativ polygyn, eine funktionell monogyn, während in der Untergattung *Leptothorax* nur zwei von acht untersuchten Arten fakultativ polygyn vorkommen. Diese Tatsache läßt ebenso wie die phylogenetische Wertung der auf die Mono- und Polygynie bezogenen Verhaltensweisen den Schluß zu, daß die fakultative Polygynie an der Basis sowohl der Entwicklung zur spezialisierten obligatorischen Polygynie, wie sie von *Formica polyctena* FOERST. bekannt ist, als auch zu den verschiedenen gesicherten Formen der Monogynie steht.

LITERATURVERZEICHNIS

- ADAM, A. Bau und Mechanismus des Receptaculum seminis bei den Bienen, Wespen und Ameisen.
Zool. Jb. Abt. Anatomie, 35, 1-74, 1912
- BERNARD, F. Notes sur les fourmis de France.
II. Peuplement des Montagnes Meridionales.
Ann. Soc. Ent. France 115, 1-36, 1946
- BERNARD, F. Formicoides, in GRASSÉ, Traité de Zoologie, Paris, Masson. 1951
- BERNARD, F. Le polymorphisme social et son déterminisme chez les Fourmis
Coll. Intern. Struct. Phys. Soc. Animales, 34, 123-140 Paris 1952
- BERNARD, F. Révision des Leptothorax (Hyménoptères Formicidae) d'Europe occidentale, basée sur la biométrie et les genitalia males
Bull. Soc. Zool. France, 81, 151-165, 1956
- BERNARD, F. Note sur quelques Leptothorax d'Europe centrale avec description de *L. carinthiacus* n. sp. (Hym. Formicidae)
Bull. Soc. Ent. France, 62, 46-54, 1957
- BIER, K. H. Vergleichende Untersuchungen zur Fertilität der Ameisenarbeiterinnen
Zool. Anz. 150, 282-288, 1953
- BIER, K. H. Über den Einfluß der Königin auf die Arbeiterinnenfertilität im Ameisenstaat
Ins. soc., 1, 7-19, 1954
- BIER, K. H. Arbeiterinnenfertilität und Aufzucht von Geschlechtstieren als Regulationsleistung des Ameisenstaates
Ins. soc. 31, 77-184, 1956
- BIER, K. H. Die Regulation der Sexualität in den Insektenstaaten
Erg. Biol. 20, 97-126, 1958

- BONDROIT, J. Notes diverses sur des Fourmis d' Europe
Ann. Soc. Ent. Belgique, 59, 143-158,
1920
- van BOVEN, J. K. A. Allometrische en biometrische beschouwin-
gen over het polymorfisme bij enkele
mierensoorten (Hym. Formicidae).
Verh. Kon. Vlaamse Acad. Wet. Belgie,
Kl. Wet. 56, 1-134, 1958
- BRIAN, M. V. The stable winter population structure
in species of *Myrmica*
J. Anim. Ecol. 19, 119-123, 1950
- BRIAN, M. V. Segregation of species of the ant genus
Myrmica
J. Anim. Ecol. 25, 319-337, 1956
- BRIAN, M. V. The Evolution of queen control in the
social Hymenoptera
Proc. 10th int. Congr. Ent. 2, 497-502,
1958
- BRIAN, M. V. Social insect populations
London and New York, 1965
- BRIAN, M. V.,
BRIAN, A. D. Observations on the taxonomy of the ants
Myrmica rubra (L.) and *Myrmica laevinodis*
(Nylander) (Hym., Formicidae)
Trans. R. ent. Soc. Lond. 100, 393-409,
1949
- BRIAN, M. V. On the two forms macrogyna and microgyna
BRIAN, A. D. of the ant *Myrmica rubra* (L.)
Evolution 9, 280-290, 1955
- BRIAN, M. V. The influence of the queen on brood
CARR, C. A. H. rearing in ants of the genus *Myrmica*
J. Ins. Physiol. 5, 81-94, 1960
- BROWN, W. L. jr. Remarks on the internal phylogeny
and subfamily classification of the
family Formicidae. Ins. soc. 1, 21-31,
1954

- BROWN, W. L. jr. The ant *Leptothorax muscorum* in North America
Ent. News 66, 43-50, 1955
- BUSCHINGER, A. *Leptothorax* (*Mychothorax*) *kutteri* n. Sp., eine sozialparasitische Ameise (Hymenoptera, Formicidae)
Ins. soc. 12, 327-334, 1965
- BUSCHINGER, A. Untersuchungen an *Harpagoxenus sublaevis* NYL. (Hym. Formicidae) 1. -Freilandbeobachtungen zu Verbreitung und Lebensweise
Ins. soc. 13, 5-16, 1966a
- BUSCHINGER, A. *Leptothorax* (*Mychothorax*) *muscorum* NYLANDER und *Leptothorax* (*Mychothorax*) *gredleri* MAYR - zwei gute Arten
Ins. soc. 13, 1966b, i. Dr.
- CHAUVIN, R. Sur l' élevage du *Leptothorax nylanderi* et sur l' essaimage in vitro
Bull. Soc. zool. France, 72, 151-157, 1948
- DOBRZANSKI, J. Contribution to the ethology of *Leptothorax acervorum* (Hymenoptera: Formicidae)
Acta Biol. Exper. 26, 71-78, 1966
- DONISTHORPE, H. British ants- Their life history and classification
London, 1927
- EIDMANN, H. Die Koloniegründung der einheimischen Ameisen
Z. vergl. Physiol. 3, 776-826, 1926
- EIDMANN, H. Die Koloniegründung von *Formica fusca* L. Nebst Untersuchungen über den Brutpflegeinstinkt von *Formica rufa* L.
Zool. Anz. 82, 99, 1929
- EIDMANN, H. Ökologisch-faunistische Studien an südbrasilianischen Ameisen.
Arb. phys. angew. Ent. Berlin-Dahlem 3, 26-114, 1936

- EIDMANN, H. Die Überwinterung der Ameisen.
Z. Morphol. Ökol. Tiere, 39, 217-257, 1942
- EMERY, C. Über den Ursprung der dulotischen, parasitischen und myrmecophilen Ameisen.
Biol. Centralbl. 29, 353-362, 1909
- EMERY, C. Formicidae (Myrmicinae).
Genera Insectorum 2, 1922
- ESCHERICH Die Ameise
Braunschweig, 1917
- FLANDERS, St. E. Physiological prerequisites of social reproduction in the Hymenoptera
Ins. soc. 9, 375-388, 1962
- FOREL, A. Les fourmis de la Suisse
Neue Denkschr. allg. Schweiz. Ges. Naturw. Zürich 1874
- FOREL, A. Les fourmis de la Suisse
2^{me} éd., La Chaux-de-fonds, 1920
- FOREL, A. Le monde social des fourmis.
Tome I-V, 1921-1923
- GERVET, J. L' action des temperatures différentielles sur la monogynie fonctionnelle chez les polistes (Hym. Vespides)
Ins. soc. 3, 159-176, 1956
- GERVET, J. La ponte et sa régulation dans la société polygyne de Polistes gallicus L. (Hyménoptère Vespide)
Ann. Sci. Nat. Zool. 12, 601-778, 1964
- GERVET, J. L' interaction entre individus dans un groupement animal. Essai de classification
L' année psychol. 65, 397-410, 1965
- GÖSSWALD, K. Die Biologie einer neuen Epimyrma-Art aus dem mittleren Maingebiet
Z. wiss. Zool. 136, 464-484, 1930

- GÖSSWALD, K. Ökologische Studien über die Ameisenfauna des mittleren Maingebietes
Z. wiss. Zool. 142, 1-156, 1932
- GÖSSWALD, K. Weitere Untersuchungen über die Biologie von *Epimyrma gößwaldi*.
Z. wiss. Zool. 142, 262-288, 1933
- GÖSSWALD, K. Die Grundzüge der stammesgeschichtlichen Entwicklung des Ameisenparasitismus, neu beleuchtet durch die Entdeckung einer weiteren parasitischen Ameise.
Ent. Beihefte 1, 57-62, 1934a
- GÖSSWALD, K. Die Biologie einer neuen parasitischen Ameise. Forschungen und Fortschritte 10, 279-280, 1934b
- GÖSSWALD, K. Über den Einfluß von verschiedener Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf die Lebensäußerungen der Ameisen
Z. wiss. Zool. 151, 337-381, 1938a
- GÖSSWALD, K. Über den Sozialparasitismus der Ameisen
VII. Int. Congr. Ent. Berlin 1149-1155, 1938b
- GÖSSWALD, K. Rassenstudien an der roten Waldameise *Formica rufa* L. auf systematischer, ökologischer, physiologischer und biologischer Grundlage.
Z. Angew. Ent. 28, 62-124, 1941a
- GÖSSWALD, K. Über den Einfluß von verschiedener Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf die Lebensäußerungen der Ameisen.
II. Über den Feuchtigkeitssinn ökologisch verschiedener Ameisenarten und seine Beziehungen zu Biotop, Wohn- und Lebensweise.
Z. Wiss. Zool. 154, 247-344, 1941b
- GÖSSWALD, K. Versuche zum Sozialparasitismus der Ameisen bei der Gattung *Formica* L.
Zool. Jb. Abt. Syst. 80, 533-582, 1951a

- GÖSSWALD, K. Zur Ameisenfauna des Mittleren
Maingebiets mit Bemerkungen über
Veränderungen seit 25 Jahren
Zool. Jb. Abt. Syst. 80, 507-532,
1951b
- GÖSSWALD, K. Die Rote Waldameise im Dienste
der Waldhygiene
Lüneburg, 1951c
- GÖSSWALD, K. Über Versuche zur Verwendung von
Hilfsameisen zwecks Vermehrung
der nützlichen Kleinen Roten Waldameise.
Z. angew. Ent. 34, 1-44, 1952
- GÖSSWALD, K. Histologische Untersuchungen an der
arbeiterlosen Ameise *Teleutomyrmex*
schneideri Kutter / (Hym. Formicidae)
Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 26, 81-128, 1953
- GÖSSWALD, K. Unsere Ameisen. Kosmos-Bändchen,
I und II, 1954/55, Stuttgart
- GÖSSWALD, K. Untersuchungen zum Paarungs- und
Adoptionsverhalten verschiedener
Formica-Arten
XI. Int. Congr. Ent. Wien Verh. 1, 612-617,
1961
- GÖSSWALD, K. Zur Kastendetermination der Ameisen
unter besonderer Berücksichtigung
trophogener Faktoren
Symp. Gen. Biol. Ital, 10, 106-168, 1962
- GÖSSWALD, K.
BIER, K. H. Untersuchungen zur Kastendetermination
in der Gattung *Formica*
3. Die Kastendetermination von *Formica*
rufa rufopratensis minor Gößwald
Ins. soc. 1, 229-246, 1954
- GÖSSWALD, K.
BIER, K. Untersuchungen zur Kastendetermination
in der Gattung *Formica*. 4. Physiologi-
sche Weisellosigkeit als Voraussetzung
der Aufzucht von Geschlechtstieren im
polygynen Volk.
Ins. soc. 1, 305-318, 1954b

- GÖSSWALD, K.
KLOFT, W. Neuere Untersuchungen über soziale Wechselbeziehungen im Ameisenvolk, durchgeführt mit Radioisotopen
Zool. Beiträge/N. F. 5, 519-556, 1960
- GÖSSWALD, K.
SCHMIDT, G. Untersuchungen zum Flügelabwurf und Begattungsverhalten einiger Formica-Arten (Ins. Hym.) im Hinblick auf ihre systematische Differenzierung
Ins. soc. 7, 297-321, 1960
- GOETSCH, W.
KÄTHNER, Br. Die Koloniegründung der Formiciden und ihre experimentelle Beeinflussung
Z. Morph. Ökol. Tiere 33, 201-260, 1938
- HAMILTON, W. D. The genetical evolution of social behaviour
I: J. theoret. Biol. 7, 1-16, 1964
II: J. theoret. Biol. 7, 17-52, 1964
- HASKINS, C. P.
ENZMANN, E. V. Studies of certain sociological and physiological features in the Formicidae
Ann. N. Y. Acad. Sci. 37, 97-162, 1938
- HERTER, K. Der Temperatursinn der Insekten
Berlin, 1953
- HÖLLDOBLER, B. Zur Frage der Oligogynie bei Camponotus ligniperda LATR. und C. herculeanus L.
Z. angew. Ent. 49, 337-352, 1962
- HÖLLDOBLER, K. Zur Biologie der diebischen Zwergameise (Solenopsis fugax) und ihrer Gäste
Biol. Zentralbl. 48, 129-142, 1928
- HÖLLDOBLER, K. Beiträge zur Kenntnis der Koloniegründung der Ameisen
Biol. Zentralbl. 56, 230-248, 1936
- HÖLLDOBLER, K. Weitere Beiträge zur Koloniegründung der Ameisen
Zool. Anzeiger 121, 66-72, 1938
- HÖLLDOBLER, K. Über den Brutpflegeinstinkt sozial-parasitischer Ameisenweibchen
Z. angew. Ent. 34, 291-293, 1952

- HÖLLDOBLER, K. Beobachtungen über die Koloniegründung von *Lasius umbratus umbratus* Nyl. Z. angew. Ent. 34, 598-604, 1953
- JACOBSON, H. Die Ameisenfauna des ostbaltischen Gebiets Z. Morphol. Ökol. Tiere 35, 389-454, 1939
- JANET, C. M. Anatomie du corselet et histolyse des muscles vibrateurs, après le vol nuptial chez la reine de la fourmi (*Lasius niger*) Limoges, 1907a
- JANET, M. Histolyse, sans phagocytose, des muscles vibrateurs du vol, chez les reines des fourmis Compt. Rend. Acad. Sci. Paris 144, 393-396, 1907b
- JANET, M. Histogenèse du tissu adipeux remplaçant les muscles vibrateurs histolysés après le vol nuptial, chez les reines des fourmis Compt. Rend. Acad. Sci. Paris 144, 1070-1073, 1907c
- KNEITZ, G. Untersuchungen zum Aufbau und zur Erhaltung des Nestwärmehaushaltes bei *Formica polycтена* FOERST. (Hym. Form.) Dissertation Würzburg, 1964
- KUSNEZOV, N. La posición sistematica de las especies argentinas del genero "Leptothorax" Mayr 1855 Acta. Zool. Lilloana 16, 265-271, 1958
- KUTTER, H. Über zwei neue Ameisen Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 23, 337-346, 1950
- KUTTER, H. Über *Doronomyrmex* und verwandte Ameisen 2. Mitteilung Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 23, 347-353, 1950

- KUTTER, H. Epimyrma stumperi Kutter (Hym. Formicid.)
2. Mitteilung
Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 24, 154-174, 1951
- KUTTER, H. Einsame Ameisen.
Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 31, 177-190, 1958
- KUTTER, H. Miscellanea myrmecologica I
Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 36, 129-137, 1963
- KUTTER, H. Miscellanea myrmecologica II
Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 36, 321-329, 1963
- KUTTER, H. Miscellanea myrmecologica III
Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 37, 127-137, 1964
- LANGE, R. Zur Trennung von Formica rufa L.
und Formica polycтена Foerster.
Der artspezifische Duft
Z. angew. Ent. 45, 188-197, 1959
- LEGEWIE, H. Zur Theorie der Staatenbildung I und II
Z. Morphol. Ökol. Tiere 3, 619-634, 1925
4, 246-300, 1925
- LÜSCHER, M. Von der Gruppe zum "Staat" bei Insekten.
Gestaltungen sozialen Lebens bei Tier
und Mensch.
Samml. Dalp, 89, 1958
- MAIDL, F. Die Lebensgewohnheiten und Instinkte
der staatenbildenden Insekten.
Wien 1934
- MAMSCH, E. Regulation der Fruchtbarkeit von
Ameisenarbeiterinnen ohne Königin
und ohne "Königinsubstanz"
Die Naturwissenschaften 52, 168, 1965
- MAYR, G. L. Die europäischen Formiciden
Wien, 1861
- MICHENER, C. D. Social polymorphism in Hymenoptera
in J. S. Kennedy. Insect Polymorphism,
p. 43-56,
Royal Ent. Soc. London, 1961

- MICHENER, C. D. Reproductive efficiency in relation to colony size in hymenopterous societies
Ins. soc. 11, 317-342, 1964
- MOLITOR, A. Bemerkungen zur Koloniegründung der mitteleuropäischen Ameisen
Verh. Zool. Bot. Ges. Wien 94, 59-69, 1954
- ORDWAY, E. Caste differentiation in Augochlorella (Hym. Halictidae)
Ins. soc. 12, 291-308, 1965
- OTTO, D. Statistische Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Königinnenzahl und Arbeiterinnengröße bei den Roten Waldameisen ("engere Formica rufa L. -Gruppe")
Biol. Zentralbl. 79, 719-739, 1960
- OTTO, D. Die Roten Waldameisen
Neue Brehm-Bücherei, Wittenberg, Lutherstadt 1962
- PÄTAU, K. Zur statistischen Beurteilung von Messungsreihen (Eine neue t-Tafel)
Biol. Zentralbl. 63, 152-168, 1943
- PARDI, L. Richerche sui Polistini. 1. Poliginia vera et apparente in Polistes gallicus L.
Atti del Soc. Toscana Sc. Nat. 49, 3-9, 1940
- PASSERA, L. Le cycle evolutif de la fourmi Plagiolepis pygmaea Latr. (Hym., Formicidae, Formicinae)
Ins. soc. 10, 59-70, 1963a
- PASSERA, L. Les relations sociales chez la fourmi Plagiolepis pygmaea Latr. (Hym. Form.)
Ins. soc. 10, 103-110, 1963b
- PASSERA, L. Rôle des reines sur le devenir des larves du sexe femelle chez la fourmi Plagiolepis pygmaea (Hym. Formicidae)
Compt. Rend. Se. Acad. Sci. Paris 260, 6979-6981, 1965
- PELT, A. van II. Annotated list.
Amer. Midl. Naturalist 59, 1-57, 1958

- PETAL, J. Données pour la morphologie de
Myrmica rugulosoides For. et
Leptothorax nigrescens Ruzsky
(Hymenoptera, Formicidae)
Bull. Acad. Polon. Sci. Cl. II, 11, 379-382,
1963
Serie des Sciences biologiques
- REUTER, O. M. Lebensgewohnheiten und Instinkte
der Insekten bis zum Erwachen der
sozialen Instinkte.
Berlin, 1913
- RICHARDS, O. W. The social insects
London, 1953
- RÖSZLER, P. Die Ameisenwelt des Nagy Pietrosz,
2305 m
(Ungarn) und Umgebung
Zool. Anz. 145, 210-225, 1950
- RUPPLI, E.
Lüscher, M. Die Elimination überzähliger Ersatz-
geschlechtstiere bei der Termiten Kaloterme
flavicornis (Fabr.)
Rev. Suisse Zool. 71, 626-632, 1964
- RUZSKY, M. Formicarii Imperii Rossici.
Arb. Naturf. Ges. Kais. Univ. Kasan
38, 1905
- SADIL, J. V. Ein Beitrag zur Kenntnis der Ameisen-
fauna der Böhmischo-Mährischen Höhe
Ent. Listy 8, 12, 1945
- SCHMITZ, H. Über die selbständige Koloniegründung
und die Folgen künstlicher Pleometrose
bei Camponotus ligniperda Latr.
Dtsch. Ent. National Bibl. 2, 1911
- SCHNEIRLA, T. C. Basic correlations and coordinations
in insect societies with special reference
to ants
Coll. Int. Centre Nat. Rech. Sci. 34, 247-269,
1952
- SCHNEIRLA, T. C. A preliminary survey of colony division
and related processes in two species
of terrestrial army ants
Ins. soc. 3, 49-69, 1956

- SOULIÉ, J. La contrôle par les ouvrières de la monogynie des colonies chez *Sphaerocrema striatula* (Myrmicinae, Crematog.)
Ins. soc. 11, 383-388, 1964
- SOULIÉ, J.
DAN DICKO, L. La monogynie chez certaines colonies de fourmis de la tribu des Crematogastrini (Hym. Form. Myrm.), (3. note)
Ins. soc. 13, 139-144, 1966
- STÄGER, R. Biologische Studien an *Leptothorax tuberum* F.,
Var. *tubero-affinis* For.
Mitt. Naturforsch. Ges. Bern, p. 26-40, 1937
- STAMMER, H. J. Neue Wege der Insektensystematik
Verh. 11. Int. Congr. Ent., 1, Sekt. 1:
Systematik und Paläontologie
- STITZ, H. Ameisen oder Formicidae in DAHL:
Die Tierwelt Deutschlands, Hautflügler
Jena 1939
- TYNES, S.
HUTCHINS, R. E. Studies of plant nesting ants in east central Mississippi
Amer. Midl. Nat. 72, 152, 1964
- WASMANN, E. Ursprung und Entwicklung der Sklaverei bei den Ameisen.
Biol. Centralbl. 25, 117-127, 129-144, 161-169, 193-216, 256-270, 273-292, 1905
- WASMANN, E. Über den Ursprung des sozialen Parasitismus, der Sklaverei und der Myrmekophilie bei den Ameisen.
Biol. Centralbl. 29, 587-604, 619-637, 651-663, 683-703, 1909
- WASMANN, E. Nachträge zum sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen
Biol. Zentralbl. 30, 453, 1910
- WASMANN, E. Das Gesellschaftsleben der Ameisen.
Münster, 1915

- WALOFF, N. The effect of number of queens of the ant *Lasius flavus* on their survival and on the rate of development of the first brood.
Ins. soc. 4, 391-408, 1957
- WEISMANN, A. Die Allmacht der Naturzüchtung
Jena, 1893
- WESSON, L. G. jr. Contributions to the natural history of *Harpagoxenus americanus* Emery
Amer. Ent. Soc. Tr. 65, 97-104, 1939
- WESTHOFF, V. Bosmieren en mierenbossen
De Levende Natuur 63, 121-127, 1960
- WHEELER, W. M. The polymorphism of ants, with an account of some singular abnormalities due to parasitism
Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 23, 1-93, 1907
- WHEELER, W. M. Ants, their structure, development and behaviour.
New York, 1926
- WHEELER, W. M. The social insects, their origin and evolution
London, 1928
- WHEELER, W. M. How the primitive ants of Australia start their colonies.
Science II, 76, 532-533, 1932
- WHEELER, W. M. Colony founding among ants
Cambridge, 1933
- WHEELER, W. M. Mosaics and other anomalies among ants
Cambridge 1937
- WILSON, E. O. Notes on *Leptothorax bradleyi* Wheeler and *Leptothorax wheeleri* M. R. Smith
Ent. New 63, 67-71, 1952

LEBENS LAUF

Am 6. Juni 1940 wurde ich in Würzburg als Sohn des Beleuchtungsmeisters Friedrich Buschinger und seiner Ehefrau Maria, geb. Dornberger geboren. Da mein Vater im Februar 1945 gefallen ist und meine Mutter im August 1945 verstarb, wuchs ich im Hause meines Großvaters Ludwig Buschinger in Würzburg auf. Hier besuchte ich von 1946 an die Volksschule bis zu meinem Übertritt in das Realgymnasium im Herbst 1950. Die Reifeprüfung legte ich 1959 ab und immatrikulierte mich anschließend an der Universität Würzburg, um mit dem Studium der Biologie, Geographie und Chemie zu beginnen.

Meine akademischen Lehrer waren die Herren Professoren und Dozenten Bier, Gößwald, Jacobs, Kloft, Krause, Neumann, Schneider, Wohlfahrt (Zoologie), Ehrenberg, Huber, Kandeler, Simonis, Volk, Zeidler (Botanik), Büdel, Flohn, Gerlin, Herold, Mensching, Rutte, Wirthmann (Geographie, Geologie), Fischer, Hahn, Hartmann, Roedig (Chemie), Kulenkampff (Physik), Briegleb (Physikalische Chemie). Im Herbst 1962 begann ich am Institut für Angewandte Zoologie unter Anleitung von Herrn Professor Dr. K. Gößwald mit der Bearbeitung der vorliegenden Dissertation.

Würzburg im Dezember 1966

